DER
GENITALAPPARAT VON CALYPTRAEA SINENSIS LIN., CREPIDULA UNGUIFORMIS LAM. UND CAPULUS HUNGARICUS LAM.

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER VEREINIGTEN FRIEDRICHS-UNIVERSITÄT
HALLE-WITTENBERG

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

VORGELEGT VON

MARTIN GIESE
AUS NEUSTETTIN I. POMMERN

MIT 27 FIGUREN IM TEXT UND 4 TAFELN

HALLE 1915

Dekan: Prof. Dr. WANGERIN

Referent: Prof. Dr. BRÜEL

Tag der mündlichen Prüfung 25. Mai 1914

Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie«, Bd. CXIV, Heft 1

MEINEN LIEBEN ELTERN!

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546028_0128

Inhaltsübersicht.

Seite

I. Einführung und Blick auf das über unsern Gegenstand Bekannte . . 170
II. Material und Methode, sowie biologische Notizen 172
III. Untersuchungsergebnisse 174
1. *Calyptraea sinensis* 175
a) Männliches Stadium 175
b) Weibliches Stadium 179
c) Umwandlungserscheinungen 185
2. *Crepidula unguiformis* 192
a) Männliches Stadium 192
b) Weibliches Stadium 195
c) Umwandlungserscheinungen 199
3. *Capulus hungaricus* 202
a) Männliches Stadium 202
b) Weibliches Stadium 205
c) Umwandlungserscheinungen 206
IV. Vergleich der drei Geschlechtsapparate 208
Anhang: Besprechung neuerer Arbeiten 210
V. Theoretisches 215
1. Über die Phylogenie der Geschlechtswege bei den Prosobranchiern sowie ihre Beziehung zu den Nephridien 215
2. Über den primären oder sekundären Charakter des Hermaphroditismus der Prosobranchier 222

Zusammenfassung der Hauptergebnisse dieser Arbeit 225
Literaturverzeichnis 227

I. Einführung und Blick auf das über unersen Gegenstand Bekannte.

Während der Genitalapparat der Pulmonaten und Opisthobranchier in morphologischer und histologischer Hinsicht bereits so weit untersucht worden ist, daß man über die Homologien der Organabschnitte ein klares Bild bekommt, fehlt es sehr an Arbeiten über die Geschlechtsorgane der Prosobranchier. Hier sind dieselben nur grob morphologisch bekannt, und es bestehen noch viele Unsicherheiten. Man ist gezwungen, sich fast allein an die Berichte des Hauptbearbeiters der Prosobranchier, B. Haller (12) zu halten, dessen morphologische Bilder ebensowohl wie seine spärlichen histologischen und funktionellen Angaben über den Genitalapparat der wichtigsten Prosobranchier aber vielfach nicht ganz zutreffend sind. Ein wirkliches Verständnis der Funktion dieser Organe ist nur aus sehr wenigen Arbeiten zu schöpfen. Kaum eine andre, als Lenssens (21a) Arbeit über *Neritina* klärt die funktionellen Verhältnisse der Organabschnitte. Die Entwicklung vollends des Genitalapparates der Prosobranchier ist mit Ausnahme von *Paludina* überall unbekannt.

Da so der Stand der Dinge, veranlaßte mich Herr Professor Dr. L. Brüel zur Untersuchung des Genitalapparates einiger Prosobranchier. Ich spreche ihm an dieser Stelle hierfür, sowie für seine in jeder Beziehung stets bereitwillige Unterstützung meinen herzlichen Dank aus. Mein Dank gebührt weiter dem Direktor des zoologischen Institutes, Herrn Professor Dr. V. Haecker, welcher mir durch seine Bemühungen ein Reisestipendium verschaffte und so mir den Aufenthalt an der zoologischen Station in Neapel ermöglichte. Ferner danke ich der Assistentin Fräulein Dr. Kuttner für ihre liebenswürdige Hilfe und stete Bereitwilligkeit, oft mühsame Untersuchungen nachzuprüfen; desgleichen der zoologischen Station in Neapel, welche mir von der Gattung *Capulus* einige Tiere aus dem Stationsmaterial zur Verfügung stellte.

Da an dem hiesigen Institute die Absicht besteht, eine Anzahl Prosobranchiergruppen vergleichend zu untersuchen, machte ich den Anfang, indem ich ein, mir zufällig leicht zugängliches Material, nämlich *Calyptraea sinensis* L., vornahm. Es ist die Familie der Calyptraeiden eine Gruppe, in welcher, wie ich bald fand[1], protandrischer

---

[1] Gleichzeitig mit H. Kleinsteuber (14).

Hermaphroditismus herrscht. Daß diese Erscheinung vielfach bei höheren Prosobranchiern sich findet, ahnte zuerst Conklin (8) 1897, doch den Nachweis brachte erst Orton (26) 1909 für *Crepidula fornicata*. Es war daher mit meinen Untersuchungen die Absicht zu verbinden, die Umwandlung des erst männlich funktionierenden in den später weiblich wirkenden Apparat zu verfolgen. Hierüber nämlich, genauer über die Frage, ob alle accessorischen Teile, wie bei Zwittern andrer Gastropodengruppen, getrennt für jedes Geschlecht vorhanden sind, oder die männlichen beim Übergang zu weiblicher Geschlechtstätigkeit ihre Funktion nur wechseln, ist bisher nichts bekannt.

Bei diesen Untersuchungen über den Geschlechtsapparat von *Calyptraea sinensis* machte ich eine überraschende Entdeckung. Es ergab sich nämlich, daß bei Tieren weiblicher Geschlechtsfunktion ein in Aussehen und Weite dem Gonoduct gleicher Gang, vom vorderen Zipfel des Pericards zu diesem zieht, so daß hierdurch eine direkte Verbindung zwischen Gonoduct und Herzbeutel hergestellt wird. Durch diesen Gonopericardialgang (bekanntgegeben im Zoologischen Anzeiger 1913, Bd. XLII, Nr. 10, S. 433) ist damit zum erstenmal eine Beziehung des Genitalapparates zum Pericard beim erwachsenen Tier festgestellt, wie sie ebenso der Niere zukommt. In theoretischer Hinsicht ist dieser Gang natürlich für die morphologische Beurteilung des Gonoductes von großer Wichtigkeit. Bisher war über die Beziehungen zwischen Gonoduct und Niere der Monotocardier nur bei Embryonen etwas bekannt, bei Diotocardiern allerdings auch bei erwachsenen Tieren, da hier der Zusammenhang dieser Organe noch deutlicher ist. Demnach mußte ich die Niere in den Rahmen meiner Untersuchungen ziehen, besonders da deren Beschreibung und Bewertung durch Haller (12) mindestens teilweise unrichtig ist, worauf bereits Pelseneer (29), Plate (31) und andre hingewiesen haben. Um diesen Homologien weiter nachzugehen, muß man sich die Frage stellen, ob nicht der Gonopericardialgang (oder Gonostom) dem rechten Nephrostom entsprechen könnte, so daß hier also im Gonoduct die rechte fehlende Niere der Monotocardier enthalten wäre. Dann ist, wie wir im allgemeinen Teil dieser Arbeit sehen werden, die einzige Niere der Monotocardier homolog der linken Niere der Diotocardier.

Als ich meine Untersuchungen an *Calyptraea*-Material abgeschlossen hatte, erschien eine Veröffentlichung von H. Kleinsteuber (14), welche neben der gesamten Anatomie einiger Calyptraeiden auch deren

Genitalapparat zum Gegenstand seiner Forschung hat; doch konnte diese Arbeit ebenso, wie eine an gleicher Stelle früher erschienene Publikation von SCHEIDIG (36) die anfangs geschilderten Lücken unsrer Kenntnisse nicht füllen. Vor allem hat der Verfasser den Gonopericardialgang überhaupt nicht erwähnt und ist an den interessanten Umwandlungserscheinungen bzw. Neubildungen bei dem Übergang dieses zwittrigen Genitalapparates von männlicher zu weiblicher Funktion achtlos vorübergegangen, wenn er auch die Protandrie als solche richtig erkannt hat. Und obgleich anderseits in dieser Arbeit HALLER vielfach in dankenswerter Weise berichtigt wird, sind dem Verfasser doch auch manche Fehler unterlaufen. So ist der Bau des Penis, Lage des Porus genitalis im männlichen Geschlecht, Histologie des Uterus, Morphologie des Receptaculums u. a. unrichtig dargestellt.

Im einzelnen werde ich diese Arbeit nach Darstellung meiner eigenen Resultate, wo es in einer, für den Leser verständlicheren Form geschehen kann, besprechen und verschiedentlich berichtigen.

II. Material und Methode.

Mein *Calyptraea*-Material hatte ich zu verschiedenen Jahreszeiten von der zoologischen Station in Neapel lebend bezogen. Als die Tiere im Sommer die Reise nicht mehr lebend überstanden und ich Verwandte der Gattung *Calyptraea* zu meinen Untersuchungen heranziehen wollte, wurde es mir ermöglicht, mir an Ort und Stelle in Neapel im Juni/Juli 1913 Material zu verschaffen. Ich erhielt dort reichlich Tiere der Species *Crepidula unguiformis*; andrerseits in ungeahnter Fülle Material von der schon untersuchten Species *Calyptraea sinensis*, so daß ich reichlich Übergangstiere zwischen denen männlicher und weiblicher Geschlechtsfunktion fand. Von der dritten Gattung, welche ich dort zu erhalten hoffte, *Capulus hungaricus*, wurden, da selten geworden, während meines Aufenthaltes keine Tiere gefangen. Es wurde mir aber freundlicherweise das, leider nur in absolutem Alkohol konservierte, *Capulus*-Material der Station überlassen. Ich werde daher bei dieser Species auf feinere histologische Angaben verzichten müssen und ziehe die Gattung *Capulus* in diesen Punkten hauptsächlich vergleichsweise zu den Ergebnissen von *Calyptraea* und *Crepidula* heran.

Bevor ich zum Konservieren schritt, versuchte ich die Tiere nach der Methode von FLEISCHMANN durch Warmstellen im Thermostaten zu ermatten, um ein Zusammenziehen beim Einlegen in die Konservierungsflüssigkeit zu verhindern. Es gelang mit *Calyptraea* und

Crepidula in befriedigender Weise. Auch Zusetzen von 1% Cocain zum Seewasser, in dem die Tiere dann 1—2 Tage blieben, hatte Erfolg.

Ich konservierte dann nach dem Verfahren von Zenker, Flemming, Hermann, nach Carnoy in mehreren Modifikationen, ferner mit modifizierter Bouinscher Lösung (ein Teil Picrinsäure 1%, ein Teil Formol und acht Teile Seewasser) und schließlich mit Sublimat-Eisessig. Schnittserien färbte ich mit Hämatoxylin Delafield, Heidenhain oder Hämalaun mit Nachfärbung von Orangegelb oder Eosin. Auch Hämatoxylin nach Breslau wandte ich an. (Es ist dies ein gutes Kernfärbungsverfahren und besteht darin, daß man nach Beizen mit Eisenalaun mit Hämatoxylin Delafield überfärbt und dann mit Eisenalaun differenziert.) Ferner färbte ich mit Safranin-Lichtgrün. Zum Unterscheiden von Bindegeweben und muskulösen Elementen wandte ich van Giesonsche Lösung und Hämatoxylinfärbung nach Krüger (17) an, oder machte Muskelfasern dadurch kenntlich, daß ich die mit Eisenhämatoxylin überfärbten Schnitte bei starker Vergrößerung in Eisenalaun differenzierte, wobei ich dann Muskelfasern daran erkannte, daß sie länger den Farbstoff gebunden halten, als Mesenchymelemente. Zum Kenntlichmachen schleimhaltiger Drüsen benutzte ich mit gutem Erfolge Thionin. Es gelang mir aber weiter, viele der an Schnittserien gewonnenen Resultate bei *Calyptraea* und *Crepidula* auch bei makroskopischer Präparation zu bestätigen.

Im ganzen untersuchte ich 167 Tiere der Species *Calyptraea sinensis*, und zwar davon 62 Tiere in Schnittserien, die andern durch makroskopische Präparation unter dem Binocular oder durch bloße Feststellung der Ausbildung von Penis und Uterus. Von der Species *Crepidula unguiformis* standen mir 75 Tiere zur Verfügung, von denen ich 24 schnitt, mit den übrigen wie oben verfuhr. Von der Species *Capulus hungaricus* konnte ich acht Tiere in Schnittserien zerlegen. Um über die Form der Organe genauer mich zu unterrichten, fertigte ich Rekonstruktionszeichnungen auf Millimeterpapier an, indem ich Vergrößerung und Schnittdicke in Beziehung setzte.

Auf äußere Körperform und Systematik der von mir untersuchten Species *Calyptraea sinensis* L. (*Galerus chinensis* Ad.) und *Crepidula unguiformis* L. (*Janacus* Mörch) möchte ich hier nicht eingehen, sondern nur auf die Arbeiten von Scheidig (36) und Kleinsteuber (14) verweisen, wo eingehend darüber gesprochen wird. *Capulus hungaricus* Lam. wird nach Tryon u. a. als Gattung der Calyptraeiden geführt, Haller (12b) und neuere Systematiker geben ihnen eine besondere Stellung als Familie. So faßt ersterer sie als eigene (14.)

Familie der Taenioglossen mit den Hipponiciden wegen ihres hufeisenförmigen Schalenmuskels zusammen. In dem Handwörterbuch der Naturwissenschaften gibt auch Simroth ein System, in welchem die Capuliden als besondere Familie der Taenioglossen neben den Calyptraeiden geführt werden. Für diese Abgliederung wird, wie wir sehen werden, auch die Beschaffenheit des Genitalapparates sprechen.

Vor Eintritt in die Darstellung meiner Untersuchungsergebnisse möchte ich einige biologische Notizen vorausschicken. Über die Maturitätszeit der von mir untersuchten Prosobranchier des Mittelmeeres liegen meines Wissens nur Angaben von Schmidtlein (38) und Lo Bianco (22) vor, auf welch letzteren Autor sich auch die neueren Arbeiten stets berufen. Derselbe gibt die Maturitätszeit (d. h. nach ihm der Zeit, in welcher die Tiere sich in der Eiablage befinden, oder Eierpakete unter dem Mantel beherbergen) für *Calyptraea sinensis* auf Januar bis April an. Ich kann dies bestätigen, fand aber entgegen seiner Angabe auch noch im Juni und Juli Eier in der Entwicklung unter ihrem Mantel. Für *Crepidula unguiformis* gibt Lo Bianco Februar, April und Oktober als Maturitätszeit an. Demgegenüber muß ich ergänzend hinzufügen, daß ich hier ebenfalls im Juni und Juli Eier unter der Schale dieser Tiere fand.

Ferner möchte ich noch erwähnen, daß ich niemals, weder bei *Calyptraea* noch bei *Crepidula* Kettenbildung beobachten konnte, wie es Orton (26) für *Crepidula fornicata* beschreibt, trotzdem ich meine Tiere wochenlang im Aquarium hielt. Allerdings setzen sich auf größeren Exemplaren weiblicher Geschlechtsfähigkeit oft ein bis drei, schon durch ihre geringe Größe auffallende männliche Exemplare fest; Übergangstiere zwittrigen Geschlechtes habe ich stets solitär lebend gefunden.

III. Untersuchungsergebnisse.

Wie bereits angedeutet, ist protandrischer Hermaphroditismus für Calyptraeiden schon seit 1909 sicher bekannt (Orton für *Crepidula fornicata*). Es war daher nicht sehr überraschend, daß ich gleichzeitig mit Kleinsteuber (14) diese Erscheinung auch für *Calyptraea sinensis* und *Crepidula unguiformis* fand. Hatten sich diese und andre Autoren aber bei der Konstatierung der Protandrie lediglich an die verschiedene Gonadenfunktion und an das reziproke Verhältnis von Penis-Uterus gehalten, so untersuchte ich die einzelnen Organabschnitte des Geschlechtsapparates auf ihre Umwandlung bzw. Neubildung beim Übergange von männlicher zu weiblicher Geschlechts-

fähigkeit. Nicht ein zwittriger Geschlechtsapparat wie bei Pulmonaten und Opisthobranchiern liegt, wie ich fand, hier vor, sondern man kann geradezu von einem männlichen und weiblichen Stadium des Individuums sprechen. Es wird hier der Ausführgang den Gonadenprodukten entsprechend modifiziert, und die bei der neuen Tätigkeit nötigen Abänderungen machen sich nach und nach bemerkbar; schließlich werden Neubildungen dem Gonoduct beim Übergang zu weiblicher Funktion angefügt.

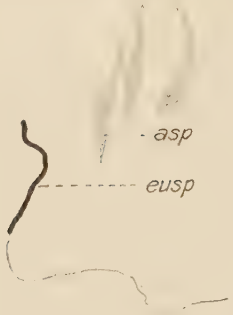
Obwohl die Tiere also protandrische Zwitter sind, werde ich demnach doch jede Gattung erst als Männchen, dann als funktionsfähige Weibchen beschreiben und erst, wenn so für den Leser ein Vergleich des männlichen und weiblichen Apparates möglich geworden ist, von den Umwandlungserscheinungen im Zusammenhang mit der Protandrie sprechen.

1. *Calyptraea sinensis.*

Wenden wir uns zunächst *Calyptraea* zu! Die Zwitterdrüse (in ihrer Rolle als Hoden) erfüllt den hinteren Teil des Eingeweidesackes. Ihre Farbe ist im frischen Tier gelblich. Sie wird links von Pericard und Niere, nach vorn von der Verdauungsdrüse begrenzt (Textfig. 2a, *g*). Ein schmaler Streifen zieht sich auch noch eine kleine Strecke unter der Niere neben dem »Vas deferens« hin. Die Zwitterdrüse besteht aus einer Anzahl von aneinandersitzenden kurzen Schläuchen, deren Lumina nacheinander sich zum Ausführgang zusammenschließen. In den Schläuchen oder Follikeln erfolgt in der üblichen Weise die Spermabildung, wobei die frühen Stadien der Spermatogenese der Wandung, einem niedrigen Keimepithel anliegen, die späteren Stadien mehr ins Innere verlagert sind, und schließlich das reife Sperma im Lumen der Schläuche liegt. Die Spermatocyten der gleichen Reifungsperiode bilden Gruppen, und zwar sind die Reifungsstadien sowohl der typischen wie der atypischen Reihe haufenweise gelagert und diese von einander getrennt (vgl. Kuschakewitsch (19) für Vermetus und Conus). In den Ballen reifen Spermas dagegen liegen die durch Größe, Gestalt und Chromatinmangel ausgezeichneten apyrenen Spermatozoen in bedeutend geringerer Zahl inmitten der normalen (Textfig. 1), nie aber fanden sie sich trotz darauf gerichteter Aufmerksamkeit an anderen Stellen in den Geschlechtswegen, in denen die haarförmigen Spermien sich angesammelt hatten. Doch lagen diese Verhältnisse außerhalb meines Untersuchungsgebietes, und ich habe dies nicht so weit verfolgt, daß ich hieraus Schlüsse ziehen kann.

Aus der Vereinigung der »Hodenschläuche« entspringt der »Samenleiter«, der sich proximal enorm erweitert und aufknäult zu einem Behälter des reifen Spermas oder Ampulle, wie sie auch bei Pulmonaten und Opisthobranchiern vorkommt. (Textfig. 2a, *amp*; desgl. Taf. V, Fig. 1a). Hier liegt das Sperma dichtgedrängt und zusammengeballt. Außerdem erfüllt oft eine, im Schnittpräparat homogen erscheinende Masse diesen Raum, wahrscheinlich eine Nährflüssigkeit, deren Herkunft jedoch mir unbekannt geblieben ist. Die Wandung der Ampulle besteht aus niedrigem Epithel.

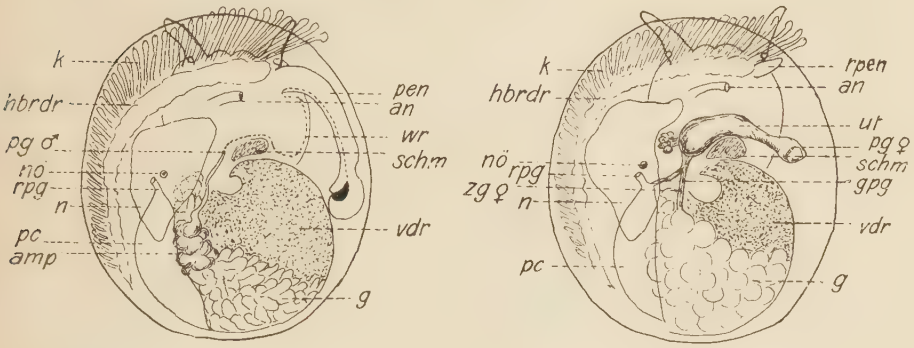
Anschließend wird diese Erweiterung alsdann zum engen »Vas deferens«, das aus höherem, hellem Flimmerepithel mit großen runden oder ovalen Kernen (Taf. V, Fig. 4, *zg* ♂ und 5, *zg*) gebildet wird und von einer Bindegewebshülle umgeben ist. Muskelfasern habe ich hier (ebenso wie Kleinsteuber [14]) nicht gefunden. So beschaffen, zieht der als Vas deferens funktionierende Zwittergang in ziemlich gerader Richtung unter Magen und Verdauungsdrüse neben der Niere nach vorn und etwas nach rechts, wo er unmittelbar links neben dem Schalenmuskel an der Decke der Mantelhöhle in dieselbe ausmündet (Taf. V, Fig. 1a, *pg* ♂, desgl. Textfig. 2a). Nach Kleinsteuber (14) mündet hier der Samenleiter noch nicht aus, sondern, wie er sagt, »gelangt zum Schalenmuskel, an dessen vorderen Rand er sich anschmiegt«. Kleinsteuber hat offenbar den Anfangsteil der um den Schalenmuskel herum verlaufenden Samenrinne noch für einen Teil des »Vas deferens« angesehen. Ich muß dies hier gleich berichtigen, weil die Lage des Porus genitalis für meine Ausführungen hinsichtlich des protandrischen Hermaphroditismus wichtig ist.



Textfig. 1.
Spermatozoen von *Calyptraea sin.* *asp*, apyrene Spermatozoen; *eusp*, eupyrene Spermatozoen. Reich. Hom. Imm. $^1/_{12}$, Oc. 4.

An die in Wahrheit also links neben dem Schalenmuskel sich befindende Geschlechtsöffnung schließt sich eine Wimperrinne an, welche an der Decke der Mantelhöhle auf einem Wulst um den Schalenmuskel herum auf die rechte Seite zieht (Textfig. 2a u. 3; Taf. V, Fig. 1a *wr*). Hier geht sie zum Rande des rechten Halslappens, der wegen seiner Innervierung durch einen Nerv des Pedalganglions als Epipodium zu bezeichnen ist; sie ist von kubischem Flimmerepithel ausgekleidet (Textfig. 4 *wr*). An dem Rande des Epipodiums läuft die Samen-

rinne zum Fuß des Penis und geht an ihm auf der caudalen Seite hinauf (Textfig. 2a und Taf. V, Fig. 1a).



a Textfig. 2a und b. b

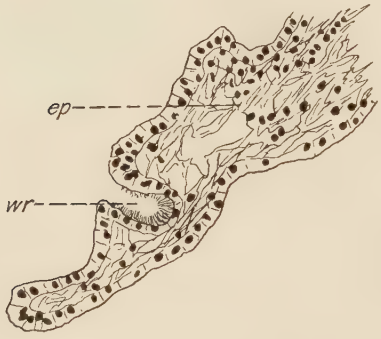
Situationsbilder von *Calyptraea sin.* a, männliches Stadium; b, weibliches Stadium. Es gelten die allgemeinen Bezeichnungen (S. 229) außerdem für b: *rpen*, rudimentärer Penis.

Textfig. 3.

Der proximale Wimperrinnenteil von *Calyptraea* zweimal angeschnitten, um zu zeigen, wie die Wimperrinne um den Schalenmuskel herum in der Höhe der Mantelhöhle zieht. Allgem. Bez. S. 229. REICH. Obj. 5 Oc. 2.

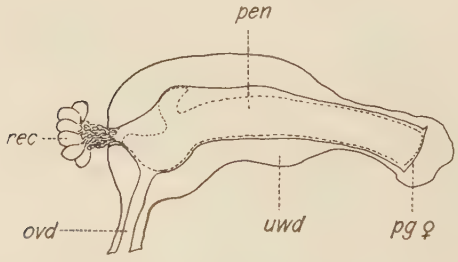
Der Penis von *Calyptraea* stellt ein großes muskulöses Gebilde dar. Er beträgt bei rein männlichen Tieren manchmal $^1/_2$—$^2/_3$ der

Körperlänge. Er sitzt unmittelbar hinter dem rechten Tentakel auf der Grenze von Epipodium und Kopf letzterem an (Textfig. 2a und Taf. V, Fig. 1a, *pen*). Von früheren Autoren merkwürdigerweise übersehen — obwohl von stattlicher Größe — ist ein Gebilde, welches dem distalen Ende des Penis wie der Knopf einer Stecknadel aufsitzt, und das ich als Spitzentasche (Akrotheke) bezeichne. Man könnte es mit einem aufgeschlitzten Ball vergleichen, an dem durch einen bogenförmigen Schlitz ein Wandlappen bis auf eine stielförmige Verbindungsstelle aus der Wand herausgelöst ist (Taf. V, Fig. 1a und 6a u. b, *lap*; Textfig. 2a). Dieser Lappen kann von der Spitzentasche (*spt*) herabhängen oder ins Innere schraubenförmig hineingedreht werden (Taf. V, Fig. 6b, *lap*). Die Samenrinne geht links an dem Ursprunge des Lappens vorbei ins Innere der Tasche. Der proximale Abschnitt des Penis besteht aus Ringmuskulatur und radiären Muskelfasern, zwischen denen Bindegewebe und große Blutlacunen gelagert sind. Letzteres dient wohl zum Schwellen des Penis, wodurch er noch an Größe zunehmen dürfte. Auch die Spitzentasche ist stark muskulös zum Auspressen des in ihr angesammelten Spermas. Drüsen sind bei dieser Species nirgends am Penis vorhanden.



Textfig. 4.

Wimperrinne von *Calyptraea* am Rande des rechten Epipodiums. Allgem. Bez. S. 229. REICH. Obj. 5, Oc. 4.



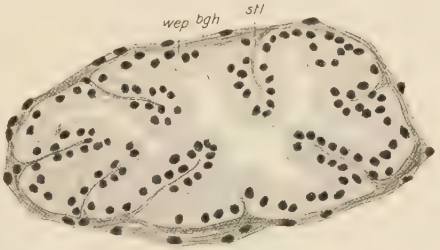
Textfig. 5.

Lage des Penis von *Calyptraea* während der Copula. Schema. Außer den allgem. Bez. *uwd*, Uteruswandung.

Werfen wir noch einen Blick auf die mutmaßliche Funktion der Spitzentasche des Penis! Wahrscheinlich dient sie in der Copula dazu, eine größere Menge Sperma auf einmal zur Verfügung zu haben, zugleich aber auch, um bei der Begattung mit Hilfe des ausgeklappten Lappens und der distalen Hälfte des Taschenrandes einen hermetischen Verschluß gegen Oviduct und den übrigen Uterus zu bilden, da

bei der eigenartigen Beschaffenheit des Receptaculums — sehr enge Schläuche — das Sperma mit Gewalt hineingepreßt werden muß. Textfig. 5 soll zeigen, wie beide genannten Teile sich dabei lagern könnten.

Der weiblich funktionierende Genitalapparat von *Calyptraea* zeigt, obgleich natürlich in den gröberen Zügen dem im männlichen Stadium befindlichen gleichend, doch mehr Umänderungen und Neubildungen, als zu erwarten war. Für die Lage des »Ovars« gilt das bei Besprechung des Hodens (S. 175) Gesagte. Die Gestaltung hat sich aber ein wenig geändert, insofern aus den einzelnen Schläuchen der männlichen Gonade bläschenförmige Follikel geworden sind (Taf. V, Fig. 1b und Textfig. 2b, *g*). Jeder Follikel enthält mehrere dotterreiche Eier. Diese entstehen, wie immer, aus Keimepithelzellen durch enormes Wachstum und Ablösung. Ich möchte mich Kleinsteubers (14) Ansicht anschließen, da mir viele Beobachtungen das gleiche zu zeigen scheinen, nämlich daß jede Epithelzelle zur Eibildung fähig ist, während nach Scheidig (36) für *Crucibulum* von vornherein zwei Sorten von Zellen im Keimepithel vorhanden sind. Kurz vor oder bei Ablösung vom Follikelepithel beginnt die Eizelle eine enorme Dotterabscheidung. Das Dotter erfüllt später in runden und ovalen großen Schollen die Eier so stark, daß sie, durch die Follikelwand eingeschlossen, eng aneinander gepreßt und in ihrer ursprünglich runden Form verändert werden. Hüllen werden hier noch nicht gebildet.



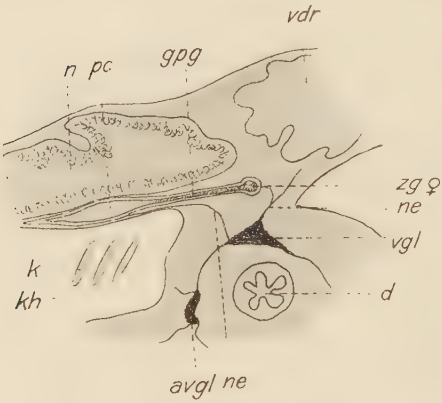
Textfig. 6.

Querschnitt durch den weiblich funktionierenden Zwittergang von *Calyptraea*. Allgem. Bez. S. 229. Reich. Hom. Imm. $^1/_{12}$, Oc. 2.

Aus dem »Ovar« zieht sich ohne Windung der kurze »Eileiter« nach vorn. Sein Epithel ist stets in Längsfalten gelegt, sofern er nicht durch ein gerade in ihm sich befindendes Ei gedehnt wird (Textfig. 6). Außen wird er von einer bindegewebigen Hülle umgeben (*bgh*) und Bindegewebsfasern stützen die Längsfalten (*stl*). Nach früheren Autoren sollen in der Nähe der Gonade Muskelfasern in die Hülle eingelagert sein, doch konnte ich dieselben nicht finden, obwohl ich van Giesonsche Lösung zum Kenntlichmachen derselben anwandte, eine Reaktion, welche mich sonst nicht im Stich ließ. Auch die beiden

andern (S. 173 angegebenen) Methoden ließen mich keine muskulösen Elemente hier erkennen. — Das Epithel des »Eileiters« besteht aus annähernd kubischen Flimmerzellen (Textfig. 6, *wep*) mit großen Kernen. Auf halbem Wege bis zum anschließenden Uterus mündet von links her der Gonopericardialgang in den weiblich funktionierenden Zwittergang ein.

Seine Lage wird bestimmt 1. durch seine Einmündungsstelle in den Gonoduct (Textfig. 2b und Taf. V, Fig. 1b, *gpg*); 2. durch seine Ausmündung aus dem vordersten Pericardzipfel, aus welchem auch der nach oben zur Niere ziehende Renopericardialgang gegenüber hervorgeht, und an dessen linker Seite die Atrialdrüse (auch Nephridialdrüse genannt) angrenzt (Taf. VI, Fig. 7a—d); 3. dadurch, daß er unter der Niere hinzieht (Textfig. 7); und schließlich 4. durch seine Lagebeziehungen zum Visceralganglion, denn er verläuft etwas hinter und über demselben. Dieses entsendet seinerseits einen Nerv zu der Einmündungsstelle des Gonopericardialganges in den Gonoduct (*ne*), einen zweiten ans Pericard dicht neben die Ausmündungsstelle desselben. Doch innerviert letzterer nicht, wie ich in der vorläufigen Mitteilung glaubte wahrscheinlich machen zu können, hier diese Ausmündung, sondern geht am Pericard entlang zur äußeren Nierenöffnung, deren Sphincter er innerviert.



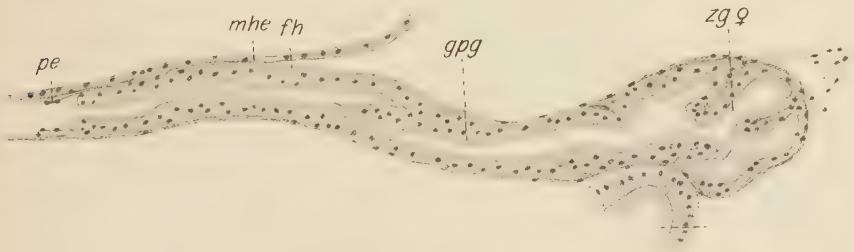
Textfig. 7.

Schema zur Topographie des Gonopericardialganges. Allgem. Bez. und außerdem *avgl*, accessorisches Visceralganglion, *kh*, Kiemenhöhle; *d*, Darm.

Das Aussehen dieses Ganges gleicht stets dem des »Gonoductes«, auch ist seine Weite derjenigen des weiblichen Ausführganges entsprechend. Ebenso findet man bei Tieren rein weiblicher Funktion das Epithel des Gonopericardialganges in Längsfalten gelegt (Taf. VI, Fig. 7c und Textfig. 8, *gpg*). In einigen Fällen bildete die Ausmündung unseres Ganges dicke drüsige Lippen mit körnigem Secret (Taf. VI, Fig. 8, *drl*); meist jedoch fehlten diese Drüsenanhäufungen und die Ausmündung war nur, wie der ganze Gang, lang bewimpert (Textfig. 8). Ob die Drüsenbildung an dem Gonostom in Beziehung zu setzen

ist zu dem Alter der Tiere oder zu dem jeweiligen Stadium der Gonadenbeschaffenheit, konnte ich trotz der großen Anzahl der untersuchten Tiere nicht einwandfrei feststellen, da von Tieren, die die Gonade mit Dottereiern angefüllt hatten, einige die Drüsenlippe besaßen, andere nicht. Es scheint demnach einfach das Alter der Tiere hierbei maßgebend zu sein.

Schließlich entspricht auch die Histologie des Gonopericardialganges derjenigen des weiblich funktionierenden Zwitterganges. Großes, helles, kubisches Flimmerepithel mit runden, chromatinarmen Kernen bildet die Wandung des Ganges. Die schon erwähnten Längsfalten des Epithels werden von bindegewebigen Septen gestützt. Drüsen finden sich mit Ausnahme der manchmal am Pericard auftretenden Drüsenlippen nicht. Die ebenso wie bei dem »Oviduct« aus Bindegewebsfasern gebildete Hülle (Taf. VI, Fig. 8 und Taf. V, Fig. 5, *fh*)



Textfig. 8.

Gonopericardialgang von *Calyptraea*. Allgem. Bez. S. 229. Reich. Obj. 5, Oc. 2.

des Ganges geht kontinuierlich in die Hülle des Pericards, sein Epithel in das Pericardendothel über (Taf. VI, Fig. 8).

Der »Ovidukt« geht nach Einmündung des Gonopericardialganges, ohne Änderung seines Aussehens und seiner histologischen Beschaffenheit, bis links neben den Schalenmuskel. Hier tritt er in einen großen drüsigen Uterus ein (Textfig. 2b und Taf. V, Fig 1b, *ut*). Dieser umfaßt von vorne den Schalenmuskel, indem er ihm ziemlich eng anliegt. Während sein proximaler Teil noch im Eingeweidesack bzw. Mantel liegt, hängt der vor dem Schalenmuskel gelegene Teil in einer Mantelabschnürung frei von der Decke der Kiemenhöhle in diese hinab. Dabei biegt sein vaginaler Teil nach rechts hinten um und ist völlig frei, denn er steht am distalen Ende auch nicht mehr mit dem Mantel in Verbindung. Der Angabe Hallers (12b), nach welcher die Calyptraeen einen kleinen Uterus besäßen, kann ich nicht beistimmen, da dies Organ bei Tieren von etwa 1 cm Länge an 3 mm mißt.

Seine Gestalt ist nach Haller »retortenförmig«, doch trifft diese Bezeichnung nur dann das Richtige, wenn man auch die Vagina hinzurechnet (Textfig. 2b; Taf. V, Fig. 1b, *ut*; Taf VI, Fig. 9a, b). Sehr hohes Drüsenepithel bildet seine Wandungen. Von Secreten und Eiern ist er meist prall gefüllt und daher außen faltenlos; im Innern läßt sich allerdings auf Schnitten eine Faltung des Drüsenepithels nachweisen, auch dann, wenn der Uterus von außen ungefaltet aussieht. Haller (12b) und Kleinsteuber (14) zeichnen und beschreiben ihn als äußerlich gefaltet. Ich habe indessen nur einige Male bei makroskopischer Präparation solche Beschaffenheit gefunden (Textfig. 9). Sie wird wahrscheinlich hervorgerufen dadurch, daß die Drüsen in übernormaler Weise ihr Secret abgegeben hatten und gerade eine Ausstoßung von Eiern vor sich gegangen war.

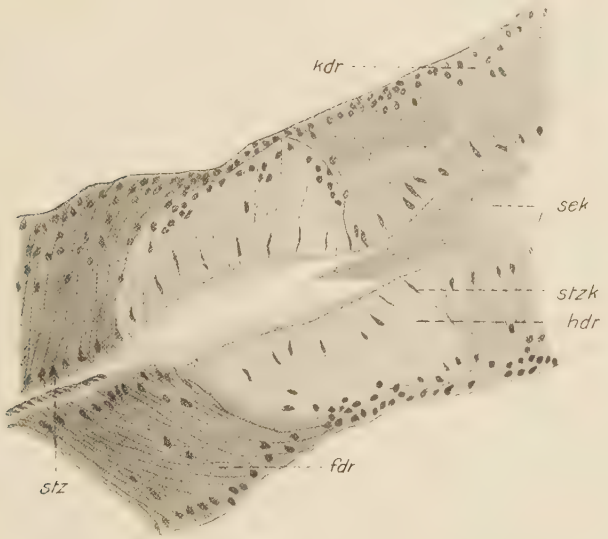
Was die Histologie des Uterus betrifft, so ergibt sich folgendes: Lange Drüsenzellen, deren chromatinarme Kerne (Taf. VI, Fig. 10, d*rk*) ziemlich weit nach außen gelagert sind, machen die Hauptmasse der dicken Uteruswandungen aus. Zwischen ihnen, fast regelmäßig alternierend, sind keilförmige Stützzellen (*stz*) gelagert, welche die Wimpern tragen, die der *Calyptraea*-Uterus ebenso wie der »Oviduct« besitzt. Bei jeder Färbung erscheint eine bestimmte Stelle besonders differenziert. Zumeist wird sie gar nicht oder ganz schwach von den angewandten Farbstoffen tingiert (Textfig. 10; Taf. VI, Fig. 11, *hdrb*). Auch histologisch zeigt diese Stelle Besonderheiten. Die Stützzellen (*stz*) sind hier so von den hellen Drüsenzellen eingeengt, daß von ihnen außer dem sehr länglichen und vom Lumen fortgerückten Kern (*stzk*) sowie der Bewimperung nichts mehr zu sehen ist (Textfig. 10). Manchmal ist keine scharfe Grenze zu den übrigen Drüsenpartien wahrzunehmen (Taf. VI, Fig. 11 *hdr*), in andern Fällen erscheint diese Stelle deutlich begrenzt und im Schnitt knospenförmig zusammengepreßt, so daß die Drüsenzellen der andern Partien sich über sie hinwegdrängen (Textfig. 10). Daß sich in dieser verschiedenen Färbbarkeit und Struktur des Secretes etwa nur verschiedene Secretionsstadien der im Bau

Textfig. 9.

Gefalteter Uterus von *Calyptraea* nach makroskopischem Präparat. Reich. Obj. 3, Oc. 2.

sonst gleichen Drüsen zeigen könnten, ist höchst unwahrscheinlich, da diese Erscheinung in allen Serien in gleicher Weise hervortritt und demnach konstant ist. Man könnte daran denken, daß die bei den Pulmonaten und Opisthobranchiern sich findenden Eiweiß- und Schleimdrüsen hier in den verschiedenen Drüsenbezirken des Uterus wieder zu erkennen wären, doch konnte ich über die chemische Beschaffenheit der Drüsensecrete keine Untersuchungen außer der Farbreaktion anstellen.

So haben wir im Uterus von *Calyptraea* drei Sorten von Drüsen.



Textfig. 10.

Schnitt durch das differenzierte Drüsenband des Uterus von *Calyptraea*. *stz*, Stützzellen; *fdr*, Drüsen mit faserig erstarrtem Secret; *hdr*, Drüsen mit hellem, homogenem Secret; *stzk*, Stützzellkerne; *sek*, Secret; *kdr*, Drüsen mit körnigem Secret. REICH. Obj. 5, Oc. 2.

Die einen bilden das besprochene Drüsenband. Links von demselben scheiden die Drüsen stark färbbares faseriges Secret aus (Textfig. 10 *fdr*), rechts von ihm sind die Drüsen heller und bereiten körniges Secret (*kdr*). Doch ist der Unterschied dieser beiden letztgenannten Drüsentypen kein starker und nur im Secret bedingt. Die differenzierte Stelle mit homogenem, wenig färbbarem Secret (*hdr*) zeigt dagegen auch strukturelle Abänderungen. Sie durchzieht als mehr oder weniger scharf begrenztes Band den Uterus etwas vor seiner Mitte von oben nach unten (Taf. VI, Fig. 9a u. b), verläuft dann an seinem konkaven Rand nach rechts und zieht kurz vor Beginn des vaginalen

Teiles nochmals, aber schon diffus, quer durch den Uterus. So müssen die Eier nacheinander drei verschiedene Secretmassen passieren, welche sie wahrscheinlich mit verschiedenen Hüllen versehen. Der Versuch, in Schnitten durch abgelegte Eierpakete dieselben wiederzufinden, schlug fehl, weil die mir aus Juni und Juli zur Verfügung stehenden Eier schon in Entwicklung (Furchung und Blastulastadium) sich befanden, und die Hüllen nicht mehr deutlich vorhanden waren.

Nahe an der Einmündung des »Oviductes« in den Uterus findet sich an dessen linker Seite das Receptaculum (Taf. V, Fig. 1b; Taf. VI, Fig. 9a u. b, *rec*; Textfig. 9). Es besteht aus einigen, meist sechs, sehr engen, dicht verschlungenen Schläuchen (Taf. VI, Fig. 12), welche unmittelbar nebeneinander in den Uterus einmünden. In geringer Entfernung von diesem erweitern sie sich sehr zu einer gleichen Anzahl von Blasen (*recbl*), welche das Sperma enthalten. Die Wand der engen Schläuche (die auch als Ausführgänge (*ag*) bezeichenbar sind) besteht aus hellem, kubischem Wimperepithel, die der Blasen aus etwas niedrigerem, wimperlosem Epithel. Hier scheint es der Ernährung der Spermatozoen zu dienen, welche oft mit dem Kopfende der Wandung aufsitzen, manchmal aber auch mit den Köpfen der Einmündung der engen Schläuche zu gerichtet sind (Taf. VI, Fig. 12, *sp'*). Sie sind in letzterem Falle wohl im Begriff, in den Uterus zur Befruchtung zu wandern, welche dort, wie manchmal an dieser Stelle vorhandenes Sperma zeigt, vor sich geht. Die Receptaculumschläuche werden von muskulösen Fasern (Taf. VII, Fig. 13, *mf*) umgeben und in ihrer Gesamtheit von Bindegewebe (*bgw*) zusammengehalten; die spermahaltenden Blasen sind ohne muskulöse Hülle. Durch diese Beschaffenheit des Receptaculums wird es notwendig, daß der Penis die auf S. 178 erwähnte Komplikation aufweist, um bei der Copula (Textfig. 5) durch so feine Schläuche Sperma in die Receptaculumblasen gelangen lassen zu können.

Der Uterus wird rechtsseitig schlanker, sein Drüsenepithel niedriger. Er geht alsdann in einen engen Halsteil (Vagina) über (Taf. V, Fig. 1b, *vag*; Textfig. 2b), in dem die Drüsen nach und nach verschwinden und nur hohes Wimperepithel bleibt. Dieser vaginale Teil hängt in einem Bruchsack des Mantels frei in die Mantelhöhle hinein. Er biegt nach hinten um, so daß er rechts vom Schalenmuskel zu liegen kommt. Der schlitzförmige Porus genitalis (Taf. V, Fig. 1b; Textfig. 2b, *pg* ♀) befindet sich auf einer papillenartigen Vorragung und ist nach unten gerichtet (Taf. VI, Fig. 9a, *pap*).

Interessant werden diese einfachen Verhältnisse, wenn man die Umwandlung bzw. Neubildung der Organe bei dem Übergang vom männlichen zum weiblichen Stadium verfolgt. Bei der großen Anzahl der mir zu Gebote stehenden Calyptraeen war es mir möglich, alle Übergänge und Veränderungen des Gesamthabitus, Umbildung und Neubildung der Organe untersuchen zu können.

Die Körpergröße von Männchen und Weibchen schwankt innerhalb sehr weiter Grenzen. So betrug sie bei meinen Tieren 1,0 bis 15,5 mm, wobei stets der größte Durchmesser des Mantels nach der Entkalkung gemessen wurde. Dabei fällt es auf, daß der Penis bei Tieren von 1,4—3 mm am größten ist; bei größeren Exemplaren wird er relativ und absolut kleiner und kleiner, so daß er bei Tieren von etwa 3,5 mm an nur noch als kleiner, meist recht unbedeutender Zipfel unmittelbar hinter dem rechten Tentakel zu sehen ist. Aber bei allen diesen größeren Tieren ist entgegen andern Angaben stets noch ein Rudiment des Penis vorhanden und mit der Lupe selbst noch bei den allergrößten Exemplaren wahrnehmbar. Bei einigen wenigen Tieren in der Größe von 1,0—1,4 mm war kein ausgebildeter Penis vorhanden. Auf Schnittserien fand sich dann, daß diese Tiere nicht geschlechtsreif waren; vielmehr war die Gonade noch ganz unentwickelt, und der Gonoduct stellte einen sehr engen Gang ohne Ampulle dar. Auch war der Körper auffallend lang bewimpert, besonders in der Kiemenhöhle. Diese kleinsten Tiere zeigten also Unterschiede gegenüber denen des männlichen Stadiums, die darauf schließen lassen, daß es sich bei ihnen um Jugendstadien handelt.

Die Größe der geschlechtsreifen Tiere männlicher Funktion schwankt zwischen 1,4 und 3 mm. Die Länge ihres Penis beträgt ungefähr $^1/_2$ der Körpergröße. Ihre Gonade befindet sich in Spermatogenese; doch bezeichne ich sie auch dann noch als Tiere männlicher Funktion, wenn schon einzelne Ovocyten, wie dies bei größeren Exemplaren regelmäßig der Fall ist, zwischen die Stadien der Spermatogenese eingelagert sind.

Die Größe meiner Übergangstiere bewegt sich zwischen 2,5 und 5,5 mm, wobei aber die größeren in bezug auf Gonade schon fast weiblich sind; jedoch tragen sie im Besitze einer spermagefüllten oder doch Secret enthaltenden Ampulle und eines zwar kleinen Penis noch Reste männlichen Charakters an sich. Der Penis erhält sich im Zwitterstadium der Gonade recht lange normal ausgebildet, was wohl damit zusammenhängt, daß eine Latenzperiode zwischen männlicher und weiblicher Funktion nicht eintritt. Es könnte daher das Tier vielleicht

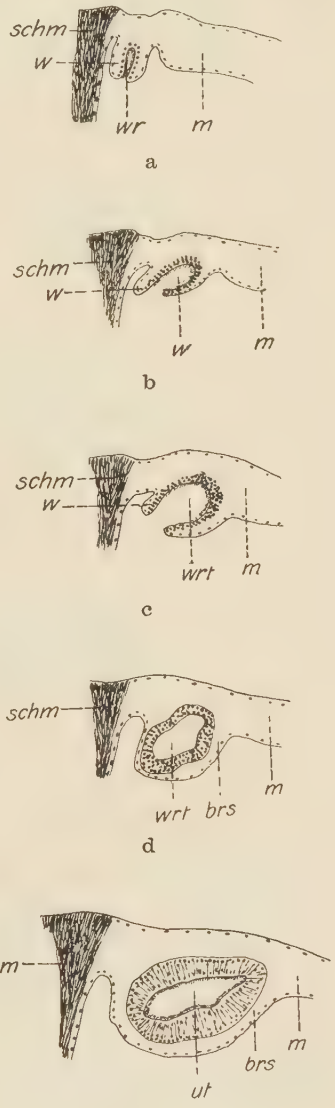
so lange als Männchen copulieren, bis das letzte Sperma der Ampulle ejaculiert ist. Dagegen spricht aber, daß die Spitzentasche des Penis schon Rückbildungen zeigt, vor allem aber, daß die geringere Größe des Penis eine Copulation mit Erfolg ausschließt, da er nicht bis zum Receptaculum des Partners durch den großen Uterus hindurch vordringen kann.

Mit dem Ausstoßen des letzten Spermas und dem darauf sicher plötzlich eintretenden Verstreichen der Ampulle, wodurch Material zum Erweitern des Gonoductes gewonnen wird, ist das Tier sofort im Stadium eines funktionsfähigen Weibchens, zumal da der Uterus, wie wir unten sehen werden, sich inzwischen nach und nach herangebildet hat. Die weiblichen Exemplare haben eine Größe von 3,7 bis 15,5 mm. Es gibt also Tiere weiblicher Geschlechtsfähigkeit, welche kleiner, und solche männlicher Geschlechtsfähigkeit, welche größer sind als Übergangstiere; »Männchen« sind aber nie größer als »Weibchen«. Man sieht hieraus, daß günstigeré oder ungünstigere Lebensbedingungen auch hier bei der Körperentwicklung eine Rolle spielen und nicht stets mit Sicherheit von der Größe des Tieres auf seine Geschlechtsfähigkeit geschlossen werden kann.

Betrachten wir nun die Umbildung der Gonade und des Gonoductes! In Lage, Größe und Aussehen bleibt die Zwitterdrüse, ob sie als Ovar oder Hoden funktioniert, ziemlich gleich. Die Ausdehnung ist zwar ein wenig beträchtlicher im weiblichen Stadium, und die Schläuche des »Hodens« wandeln sich zu kugeligen Follikeln um. Das Keimepithel produziert dann allmählich statt Spermatogonien Ovogonien (vgl. S. 179). Diese innere Umbildung der Gonade zeigt sich zuerst bei älteren Männchen, bei denen während der Spermatogenese schon vereinzelt hier und da im Hoden Ovocyten auftreten (Kuschakewitsch [19] gibt dies auch für *Conus* und *Vermetus* an). Diese Ovocyten liegen scheinbar ohne Funktion für spätere Zeiten da. In einem Falle sah ich allerdings viele, noch nicht völlig umgewandelte, haarförmige Spermatozoen mit dem Kopfende einer solchen Ovocyte aufsitzen, wie es bei Opisthobranchiern ja gewöhnlich ist. Dies legt den Gedanken nahe, daß dieselbe hier vielleicht als Nährzelle benutzt und verbraucht wird. Doch habe ich die Frage der Basalzellen, da außerhalb des Rahmens meiner Arbeit, nicht eingehend untersucht. Im Übergangsstadium häufen sich die Ovocyten in allen Follikeln stark, und doch findet man oft noch alle Entwicklungsstadien der Spermatozoen in denselben Follikeln. Bei Beginn der weiblichen Gonadenfunktion hört dann die Bildung neuer Spermatogonien völlig

auf; das letzte reife Sperma füllt die Ampulle, um baldmöglichst abgegeben zu werden. Nach Ejaculation des letzten Spermas verstreicht die Ampulle, wie gesagt, wahrscheinlich plötzlich (vgl. *Crepidula* S. 199ff.), denn ältere Zwitter besitzen eine Ampulle fast in derselben Mächtigkeit wie die Männchen, da sie ja bis zuletzt benutzt wird. Übergänge in bezug auf die Größenabnahme der Ampulle habe ich nicht gefunden.

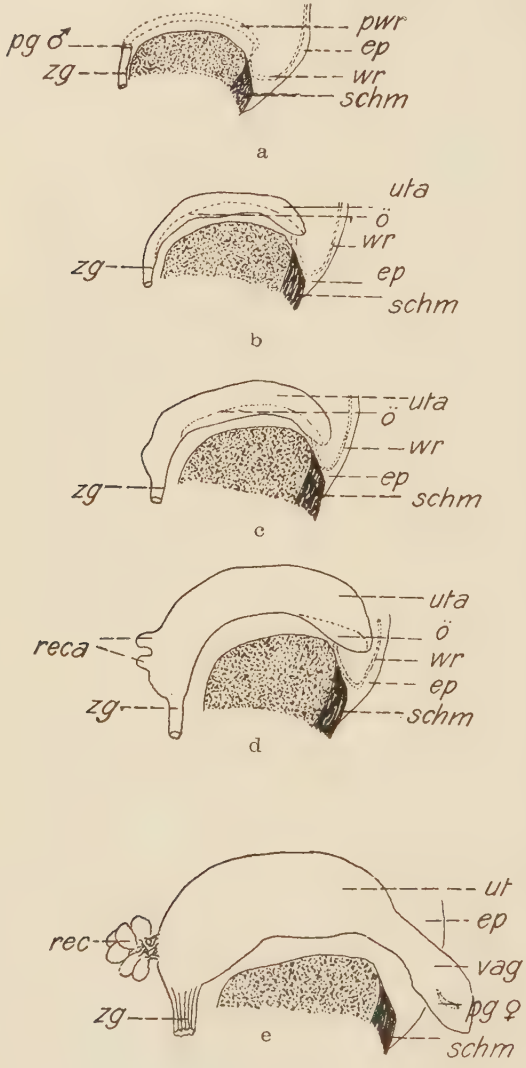
Wie wir sahen (S. 176), liegt der Porus genitalis im männlichen Geschlecht unmittelbar links neben dem Schalenmuskel in der Höhe der Mantelhöhle. Der Anfangsteil der Samenrinne verläuft auf einem Wulst (Textfig. 11a—e, *w*), vorn vor dem Schalenmuskel herum (Taf. V, Fig. 1a; Textfig. 2a), auf dessen rechte Seite und von hier aus rechts am Muskel auf das Epipodium herab (Textfig. 12a, *ep*). Interessant ist nun, daß bei der Umbildung zu weiblicher Geschlechtsfunktion während der Übergangsstadien dieser proximale Teil der Samenrinne (Textfig. 12a, *pwr*), der vor dem Columellarmuskel gelegen ist, zum Uterus wird. Ich konnte diesen Prozeß in allen seinen Stadien feststellen. Bei älteren Männchen, deren »Hoden« schon einige Ovocyten enthält, vertieft sich dieser Samenrinnenteil mehr und mehr (Textfig. 11b). Im Zwitterstadium wird dies Stück der Wimperrinne auch weiter und erscheint im Schnitt (Textfig. 11c, *wrt*) tiefer in den Mantel eingesenkt. Es häufen sich in diesem Stadium die Kerne,



Textfig. 11a—e.

Schema der Uterusentwicklung. Allgem. Bez. und *brs*, Bruchsack des Mantels; *wrt*, Wimperrinnentasche = Anlage des Uterus.

und die Zellgrenzen verschwinden, auch die Bewimperung ist dann nicht mehr vorhanden (Taf. VII, Fig. 14a—h, *utan*). Schon die starke Kernanhäufung spricht dafür, daß wir es hier mit einem noch nicht fertigen Organ zu tun haben. Unter den Kernen lassen sich im Stadium der Taf. VII, Fig. 14 dunklere und hellere unterscheiden; vielleicht zeigt sich hierin die beginnende Differenzierung in Stütz- und Drüsenzellen. Teilungsspindeln habe ich an dieser Stelle nicht gefunden, ebenso wie auch in andern Organen meiner Tiere nicht, wo ein Wachstum mit Bestimmtheit stattfindet. Ob dies nur daran liegt, daß die Tiere schon durch die Reise von Neapel in engen Glastuben, bzw. bei dem an Ort und Stelle fixierten Material durch Vorbehandlung in schwachen Cocainlösungen und durch Warmstellen ermattet waren, oder ob die Mitosen auch am Normalen plötzlich und periodenweise vor sich gehen, muß ich dahingestellt sein lassen.



Textfig. 12 a—e.

Schema der Uterusentwicklung (nach Rekonstruktionen). Allgem. Bez., daneben: *pwr*, proximaler Wimperrinnenteil; *uta*, Uterusanlage; *ö*, ihre Öffnung; *reca*, Receptaculumanlage.

Kleinsteuber (14) ist in seinem Falle, wo er in der Spermatogenese Mitosen vermißt, letzterer Ansicht.

Größe und Gestalt der vertieften und erweiterten Samenrinne ändern sich nun während des Überganges zur weiblichen Geschlechtsfähigkeit weiter kontinuierlich. Taf. VII, Fig. 14a—h und das Schema (Textfig. 11a—e) mögen diese Umwandlung demonstrieren. Textfig. 3 (S. 177) zeigt in zwei Anschnitten den schon vertieften proximalen Teil der Samenrinne beim Übergang zum Zwitterstadium. Die schematischen Abbildungen (Textfig. 11a—e) geben Teile von Sagittalschnitten durch Tiere verschiedener Geschlechtsfähigkeit wieder, die bei der Querlagerung des sich entwickelnden Uterus Querschnitte durch die Samenrinne (*a*), verschieden ausgebildete Uterusanlagen (*b*, *c*, *d*) und einen fertigen Uterus (*e*) geben. Man sieht die zunehmende Vertiefung der Rinne (*a* u. *b*) zur Tasche (*c* u. *d*) und das Mächtigerwerden des Wulstes (*a*, *w*), auf dem beim »Männchen« die Samenrinne verläuft, bis aus ihm der frei in die Kiemenhöhle hineinhängende Bruchsack des Mantels geworden ist, der den Uterus enthält (Textfig. 11*d* und *e*, *brs*). Zur Ergänzung gebe ich in Textfig. 12 *a*—*e* die rekonstruierten Längsschnitte des sich entwickelnden Gebildes. In *a* sehen wir den Teil der Samenrinne, welcher vor dem Schalenmuskel verläuft und dann an seiner rechten Seite auf das Epipodium (*ep*) herabgeht. In *b* und *c* haben wir die taschenförmige Vertiefung der Rinne, doch ist dies Gebilde noch in ganzer Länge schräg nach hinten und unten offen. In zunehmendem Maße schließt sich in *d* die stark vergrößerte Tasche, doch ist rechts noch eine erhebliche Öffnung (ö) zum Austreten des Spermas in die darunter verlaufende Wimperrinne (*wr*) vorhanden. Schließlich in *e* haben wir einen jungen Uterus vor uns, der einen verlängerten vaginalen Teil bekommen hat, und dessen enger Porus genitalis sich nach unten öffnet. Taf. VII, Fig. 14 *a*—*h* gibt Schnitte aus der Serie eines Übergangstieres wieder, welches in seiner Uterusentwicklung dem Schema (Textfig. 11, 12 *d*) entsprechen würde. Man sieht die Tasche hier schon in größter Ausdehnung geschlossen, soweit sie vor dem Schalenmuskel gelegen ist. Auch die enorme Kernanhäufung, die Differenzierung in hellere und dunklere Kerne und die diesem Stadium fehlende Bewimperung ist auf dieser Abbildung zu sehen. Durch alle diese Übergangsformen des proximalen Samenrinnenteils bis zum fertigen Uterus ist erwiesen, daß hier die Uterusbildung als eine Neubildung erfolgt mit Benutzung einer Mantelhöhleneinstülpung (Wimperrinne, s. theoretischer Teil S. 221).

Auch die Bildung des Receptaculums mußte sich notwendigerweise in Übergangsformen finden lassen, da es ja im männlichen Geschlecht noch nicht vorhanden ist. Ich fand bei einigen Übergangs-

tieren, daß das Receptaculum als Ausstülpungen am unfertigen Uterus entsteht. So war dessen Wand bei jungen Zwittern an der späteren Entwicklungsstelle des Receptaculums vorgewölbt (Textfig. 12c); bei älteren Übergangstieren fanden sich hier einige (zwei bis vier) schlauchförmige Ausstülpungen (Textfig. 12d *reca*). Taf. VII, Fig. 14c—e gibt Schnitte durch diese Receptaculumanlagen (*reca*). Diese Schläuche sind noch in ganzer Länge von annähernd gleichem Lumen. In ihren Wandungen sind die Kerne so dicht gelagert, daß kein Zellplasma zu sehen ist. Auch die Bewimperung fehlt noch, die sich später in dem engen Teil der Schläuche ebenso wie im Uterus zeigt. Später werden dann die Receptaculumschläuche proximal englumig und von kubischem Wimperepithel ausgekleidet, ihre Enden dagegen zu unbewimperten, Sperma enthaltenden Blasen. Ihre Zahl beträgt dann fast stets sechs.

Wir sahen, daß den Tieren weiblicher Funktion ein Gonopericardialgang zukommt, den männlich funktionierenden Tieren aber nicht. Man sollte meinen, irgendeine Anlage des Gonopericardialganges müsse sich auch schon bei letzteren finden, denn wir haben, wie ich im theoretischen Teil erörtern werde, in ihm wohl sicher ein phylogenetisch altes Organ vor uns (S. 220). Bei Tieren rein männlicher Funktion fand sich aber keine Spur von ihm und ich konnte unzweifelhaft feststellen, daß er erst bei der Umwandlung der Geschlechtsfunktion angelegt wird, also auch entwicklungsgeschichtlich des Interessanten nicht entbehrt. Die ersten Anlagen des Gonopericardialganges treten sichtbar als lockere, faserartige Mesenchymzellen auf, wenn das männlich funktionierende Tier durch Einlagern einzelner Eizellen im Hoden beginnende Zwittrigkeit zeigt (Taf. V, Fig. 4, *adg*). Nachstehende statistische Aufstellung veranschaulicht das Auftreten des Gonopericardialganges, bzw. seiner ersten bestimmt nachweisbaren Anlagen in den Geschlechtern.

Geschlechts-Funktion		♂	♂ mE[1]	♀	♀	SS.
Es wurden geschnitten		18	12	10	22	62[2]
Gonopericardialgang bzw. seine ersten Anlagen	vorhanden	1*	6*	6*+1	22	36
	nicht vorh.	14	4	—	—	18
unentschieden		3	2	3	—	8

[1] ♂ mE bedeutet, daß vereinzelte Eizellen im Hoden vorhanden sind, die Ausführgänge aber noch rein männlich sind.

[2] Das Vorhandensein des Gonopericardialganges wurde hier auch bei makroskopischer Präparation vieler Tiere des weiblichen Stadiums nachgewiesen.

* Der Gonopericardialgang ist hier nur als Anlage (aneinandergereihte Mesenchymelemente oder Epithelstrang) vorhanden.

Daß ich in dieser Tabelle mehrfach unentschieden gelassen habe, ob eine Anlage des Gonopericardialganges vorhanden sei oder nicht, liegt teils daran, daß einige Serien zerrissen waren an den betreffenden Stellen, teils, weil in den frühesten Stadien seiner Entwicklung es überhaupt oft schwierig zu entscheiden ist, ob eine Anlage des Ganges in Gestalt eines Bindegewebsstranges vorliegt, oder ob nur durch zufälliges Zusammentreffen mehrerer Mesenchymelemente, wie sie überall zerstreut liegen, ein Faserstrang vorgetäuscht wird.

Als erste Anlage unsres Ganges reihen sich also im männlichen Geschlecht Bindegewebszellen aneinander und überbrücken mehr oder weniger fest den Raum zwischen dem »Vas deferens« und dem vordersten Pericardzipfel. (Taf. V, Fig. 4, *adg*) Die Topographie ist natürlich dieselbe wie die des fertigen Gonopericardialganges. Von beiden Seiten scheint das Aneinanderreihen der Bindegewebselemente ziemlich gleichmäßig zu geschehen. Bei Übergangstieren ist aus diesem Strang der Mesenchymzellen ein kompakter Epithelstrang geworden (Taf. V, Fig. 5). Man sieht hier bereits, wie sowohl das Endothel des Pericards in das Epithel des Stranges, als auch die muskulöse Pericardhülle in seine von Muskelfasern gefestigte Hülle, und diese wiederum in die Hülle des Zwitterganges übergeht. Diese Verhältnisse werden am fertigen Gang (Taf. V, Fig. 8, 7a—d; Textfig. 8) noch deutlicher. In dem Epithelstrang (Taf. V, Fig. 5) liegen Fasern (*fs*), deren Beschaffenheit ich nicht mit Sicherheit feststellen konnte. Zellgrenzen sind in diesem Entwicklungsstadium des Ganges nicht zu erkennen; die Kerne des Epithels sind chromatinreich und liegen sozusagen ungeordnet. Die Kerne der fasrigen Hülle (*fh*) und die der eingelagerten Faserstränge (*fs*) sind größer, heller und länglich. In dieser Beschaffenheit finden wir den Gonopericardialgang bei Übergangstieren. Erst bei fast weiblichen Tieren bekommt dieser Epithelstrang ein Lumen, und erst im rein weiblichen Stadium wird er bewimpert (Textfig. 8, S. 181). Auch dann erst legt er sich in Längsfalten wie der Oviduct (Taf. VI, Fig. 7b u. c; Textfig. 8), und noch später bekommt er drüsige Lippen (Taf. VI, Fig. 8) an seiner Ausmündung aus dem Pericard. Taf. VI, Fig. 7a—d gibt einige Schnitte ein und derselben Serie wieder, zur Veranschaulichung des fertigen Ganges und seiner Lagebeziehungen zum Renopericardialgang (*rpg*), zur Niere (*n*) und zum Visceralganglion (*vgl*).

Als Übersichtsbild der gesamten Umwandlung, bzw. Neubildung der Geschlechtsorgane von *Calyptraea* im Übergang des männlichen Stadiums zum weiblichen möge folgende Tabelle dienen (s. S. 192 und 193).

Funktion der Gonade	Größe der Tiere	Gonodukt	Gonopericardialgang	Samenrinne
Rein männlich: nur in Spermatogenese	1,4 bis 3 mm	englumiger Gang mit weiter Ampulle	nicht vorhanden	verläuft vor dem Schalenmuskel, an ihm auf das Epipod. hinab, an dessen Rande zum Penis und an diesem hinauf
In Spermatogenese, aber auch einzelne Ovocyten vorhanden	2 bis 3,5 mm	wie oben	seine ersten Anlagen in Gestalt aneinander gereihter Mesenchymzellen	Anfang einer Gliederung im proximalen Teil, soweit sie den Schalenmuskel umzieht; das Übrige wie oben
Zwittrig: gleichzeitig in Spermato- u. Ovogenese	2,5 bis 5,5 mm	erweitert, Ampulle noch vorhanden	Zellstrang ohne Lumen mit Differenzierung einer Hülle	der proximale Teil bildet die Uterusanlage; das Übrige wie oben
Rein weiblich: nur in Ovogenese	3,7 bis 15,5 mm	weit, und sein Epithel in Längsfalten gelegt. Ohne Ampulle	Bewimperter Gang vom Aussehen des Gonoductes. Sein Epithel meist auch in Längsfalten gelegt	der proximale Teil erhält sich im Uterus, das Übrige schwindet

2. *Crepidula unguiformis.*

Mit wenigen Abweichungen finden wir die soeben geschilderten Verhältnisse des Genitalapparates bei *Crepidula* wieder.

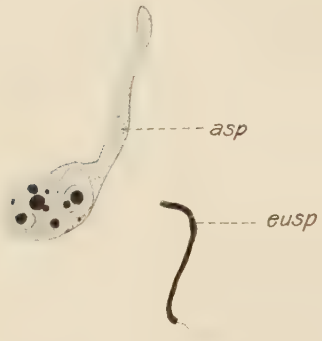
Die Zwitterdrüse zeigt ein etwas abweichendes Lagerungsbild wie bei *Calyptraea*; auch ist das Gefüge der im männlichen Stadium schlauchförmigen, im weiblichen Stadium bläschenförmigen Follikel lockerer. Sie dringt in die Verdauungsdrüse ein und zerlegt diese in drei Lappen. Nach Kleinsteuber (14), dem ich hier beistimme, »zieht die Gonade links unter der Atemkammer hin und nimmt die ganze linke Hälfte des Eingeweidesackes ein, grenzt nach rechts hinten an den Magen, steht unter dem Magen mit dem rechts von diesem Organ liegenden Abschnitt in Verbindung und sendet schließlich vor dem ersten Darmabschnitt einen Zipfel nach rechts«. Bei männlicher

Uterus	Porus genitalis	Receptaculum	Penis
statt seiner d. proximale Teil der Samenrinne vor dem Schalenmuskel	links vom Schalenmuskel	nicht vorhanden	Größe $^1/_2$—$^2/_3$ der Körperlänge. Mit Spitzentasche
Vertiefung des proximalen Teiles der Samenrinne	wie oben	nicht vorhanden	Größe etwa $^1/_2$ der Körperlänge. Mit Spitzentasche.
der proximale Teil der Samenrinne vertieft sich zur fast geschlossenen Tasche. Differenzierung der Kerne	vor oder rechts vom Schalenmuskel je nach Ausbildung u. Schließen der Samenrinnentasche	Ausstülpung einiger weiter Schläuche von der Uterusanlage aus; diese unbewimpert	etwa so groß wie ein Tentakel. Spitzentasche mehr oder weniger rückgebildet
großer drüsiger Uterus mit vaginalem Fortsatz. Differenzierte Drüsenpartien	rechts vom Schalenmuskel auf frei in die Mantelhöhle herabhängender Papille	etwa 6 enge Kanälchen, welche in einiger Entfernung vom Uterus zu weiten spermahaltenden Blasen werden. Bewimperung nur in den engen Kanälchen	als unbedeutendes Rudiment stets vorhanden, seltener halb so groß wie ein Tentakel. Spitzentasche nicht vorhanden

Funktion besitzt die Gonade eine etwas geringere Ausdehnung. In den Schläuchen der Gonade erfolgt die Spermatogenese in derselben Weise wie bei *Calyptraea* (vgl. S. 175). Die auch hier nur in der Gonade und in geringer Zahl vorkommenden atypischen Spermatozoen fallen durch ihre Größe auf und sind oligopyren (Textfig. 13, *asp*).

An die männliche Gonade schließt sich eine große Ampulle an (Taf. V, Fig. 2a, *amp*), welche durch Erweiterung und Aufknäuelung des proximalen Teiles des Zwitterganges ihre Entstehung genommen hat. Diese gröbere Morphologie ist schon durch Kleinsteuber (14) bekannt. Die Ampulle, welche in ihrer Ausdehnung fast noch mächtiger ist als die von *Calyptraea*, enthält ebenso wie dort Sperma und ein hier mehr faserig erstarrtes Secret unbekannter Herkunft. Am Ampullenepithel konnte ich im Gegensatz zu Kleinsteuber keine Bewimperung finden. Sodann verläuft der Zwittergang, hier als Samen-

leiter funktionierend, in gleicher Weise wie bei *Calyptraea*, ohne größere Windungen nach vorn, wo er, entgegen Kleinsteubers Angabe, links vom Schalenmuskel und etwas mehr hinter diesem zurück als bei *Calyptraea*, in die Mantelhöhle ausmündet (Taf. V, Fig. 2a, *pg* ♂). Im Querschnitt ist der Zwittergang im männlichen Geschlecht kreisrund; eine schwache Bindegewebshülle umgibt sein kubisches Wimperepithel. An den Porus genitalis schließt sich im männlichen Geschlecht die Wimperrinne (*wr*) an, welche aber bei *Crepidula* nicht den Bogen um den Schalenmuskel an der Decke der Mantelhöhle ausführt, sondern sofort, an ihm von links nach rechts herabziehend, auf das rechte Epipodium tritt. Sie ist nur wenig tiefer als bei *Calyptraea* (entgegen Kleinsteuber [14]) und von kubischem Wimperepithel ausgekleidet (Textfig. 14a u. b). Sie verläuft am Rande des Epipodiums zum Penis und an dessen Unterseite hinauf bis zur Spitze (Taf. V, Fig. 2a, *wr*). Der Penis ist ein kompaktes muskulöses Gebilde ohne Spitzentasche, dafür jedoch distal zugespitzt (Taf. V, Fig. 2a u. Taf. VII, Fig. 15). Er sitzt an der Grenze von Epipodium und Kopf unmittelbar hinter dem rechten Tentakel dem Kopf an. An seiner Basis finden sich acinöse Einzeldrüsen (Taf. VII, Fig. 15, *edr*), an seiner Spitze ein Wulst von Drüsen (Taf. VII, Fig. 15 u. 16, *drw*), zwischen denen die Wimperrinne verläuft. Diese Drüsen an der Penisspitze (Taf. VII, Fig. 17) haben große, runde Kerne an ihrer Basis, dazwischen nahe der freien Fläche einzelne längliche Kerne mit den Resten von Stützzellen (*stz*). Man kann zwei verschiedene Zelltypen unterscheiden, größere voll Secretkörnchen (*kdr*) und schmälere, dunklere mit homogenem Inhalt (*hdr*), welche vielleicht Zellen in Ruhephase darstellen. Der Körper des Penis wird von transversalen und längsgerichteten Muskelfasern durchzogen (Taf. VII, Fig. 15 u. 16). Zwischen den Muskeln bleiben Räume, welche schwammiges Bindegewebe (Taf. VII, Fig. 15, *bgw*) und leere Blutlacunen (Taf. VII, Fig. 16 *bl*) zum Schwellen des Organs enthalten. Diese Gestaltung

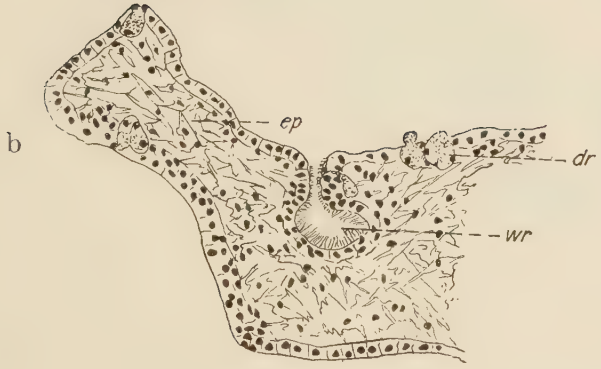


Textfig. 13.

Spermatozoen von *Crepidula*. *eusp*, eupyrene, *asp*, apyrene Spermatozoen. Reich. Hom. Imm. $^1/_{12}$, Oc. 4.

des Penis ist, wie wir später (S. 199) sehen werden, für die Copulation von Wichtigkeit.

Bei der weiblichen Geschlechtsfähigkeit erfüllt die Gonade, in Gestalt vieler locker aneinander gereihter Bläschen, fast denselben Raum, wie als Hoden mit schlauchförmigen Follikeln (Taf. V, Fig. 2b, *g*). Die Ovogenese vollzieht sich in derselben Weise wie bei *Calyptraea* (S. 179). Das Keimepithel ist etwas höher.



Textfig. 14a und b.

Wimperrinne von *Crepidula* am Rande des rechten Epipodiums. Allgem. Bez. S. 229. REICH. Obj. 5, Oc. 4.

Der kurze, hier als Oviduct funktionierende Zwittergang wird von hellem, kubischem Wimperepithel gebildet, welches in Längsfalten gelegt und von einer schwachen bindegewebigen Hülle überzogen ist. Textfig. 6, S. 179 gibt einen Schnitt durch den Oviduct von *Calyptraea* wieder; dasselbe Bild ist auch für *Crepidula* typisch. Textfig. 15 (*ovd*) zeigt neben dem Uterus den »Oviduct« von *Crepidula*. So beschaffen zieht der weiblich wirkende Zwittergang nach vorn, nimmt auf halber

Länge den Gonopericardialgang (Taf. IX, Fig. 2b, *gpg*) auf und gelangt an die linke Seite des sehr weit rechts im Tier gelegenen Schalenmuskels. Der Gonopericardialgang ist ein wenig kürzer und weiter als bei *Calyptraea*; in seiner Topographie und gröberen histologischen Beschaffenheit aber ganz dem von *Calyptraea* entsprechend. Daneben zeigt sich hier eine eigenartige Komplikation. Der Gonopericardialgang und desgleichen der Teil des »Oviduktes« von seiner Einmündung bis zur Mündung in den Uterus ist stets von bläschenförmigen Gebilden aufgetrieben (Textfig. 16; Taf. VII, Fig. 18). Es sind dies offen-

Textfig. 15.

Schnitt durch den Uterus von *Crepidula*, dem der Oviduct (*ovd*) eng anliegt. Allgem. Bez., außerdem: *stzk*, Stützzellkerne; *bdr*, becherförmige Drüsen; *bgh*, Bindegewebshülle. REICH. Obj. 5, Oc. 4.

bar einzellige Drüsen, welche die übrigen Epithelzellen auseinander drängen, wobei sie zu unregelmäßigen Gebilden (Taf. VII, Fig. 18, *w*) heranwachsen und weit in das Lumen der beiden Gänge hineinwuchern. Mehrere der Epithelzellen legen sich um eine solche Drüse herum und es sieht dann oft aus, als wenn sie ein niedriges Epithel (*psep*) um sie bildeten. Diese Drüsen enthalten ein feinkörniges Secret (*sekr*), das sich mit Eisenhämatoxylin hellblau färbt. Thioninfärbung ergab die lila Farbreaktion, wie es für Schleimdrüsen der Fall ist. Taf. VII, Fig. 18 gibt den extremsten Fall dieser Drüsen- und Epithelwucherung wieder, Textfig. 16 einen nicht so auffallen-

den, aber häufigeren Fall. Bilder wie Taf. VII, Fig. 18 legen den Gedanken nahe, daß hier pathologische Erscheinungen, eventuell nach Infektion, vorliegen. Doch da diese Wucherungen bei allen meinen Exemplaren von *Crepidula* mehr oder weniger auftreten, müßten alle Tiere der Fundstelle infiziert sein. Es wäre auch kaum anzunehmen, daß solche Schleimdrüsenbildung als Folge einer Krankheit auftreten könnte, so daß sie also doch als normal angesehen werden müßte. Drüsenlippen an der Ausmündung aus dem Pericard, wie wir sie manchmal bei *Calyptraea* fanden, fehlen hier stets; dafür sind aber bei allen von mir geschnittenen Tieren weiblicher Funktion diese bläschenförmigen Drüsen vereinzelt oder in großer Menge im »Oviduct« und Gonopericardialgang vorhanden.

Textfig. 16.

Gonopericardialgang und Nephrostom von *Crepidula*; in ersterem geringe Schleimdrüsenwucherungen. *schldr*, Schleimdrüsen; *n*, Niere; *nst*, Nephrostom. REICH. Obj. 7a, Oc. 2.

Bald nach Aufnahme des Gonopericardialganges mündet im weiblichen Geschlecht der Zwittergang in den Uterus, dem er vor der Einmündung erst eine kurze Strecke eng anliegt (Textfig. 15). Der Uterus ist ein großes drüsiges Gebilde von eiförmiger Gestalt (Taf. V, Fig. 2b, *ut*) mit einem daran anschließenden, ziemlich langen, engen vaginalen Teil (*vag*). Er liegt links neben dem Schalenmuskel, und der vaginale Teil zieht sich nach vorn und etwas rechts, so daß der Porus genitalis (*pg* ♀) vor dem Schalenmuskel liegt. Der Uterus ist oft kräftig gefaltet. Seine Wandung besteht aus verschieden hohem Drüsenepithel, dessen Stützzellen aber bis auf den Kern verschwunden sind (Textfig. 15 *stzk*). Eine Bewimperung fehlt deshalb dem Uterus von *Crepidula* völlig. Im Anfangsteil des Uterus fallen einige vereinzelt ins Drüsenepithel eingelagerte Drüsen durch ihre Größe und abweichende Färbbarkeit auf (Textfig. 15, *bdr*; Taf. VIII, Fig. 19). Diese Drüsenzellen haben ihre größte Breite in einiger Entfernung vom Lumen des Uterus und laufen dann basalwärts kegelförmig zu. Die

Spitze dieses Kegels nimmt der ebenfalls kegelförmige große Kern völlig ein. Man sieht hier gut, wie das körnige Secret der Drüse (Taf. VIII, Fig. 19 *sekr*) an der Grenze von Kern und Cytoplasma gebildet wird. An den Seiten der Drüsenöffnung befinden sich kleine keilförmige Stützzellen (*stz*), welche vielleicht die Drüsenöffnung verschließen können.

Ebenso wie bei *Calyptraea* fällt hier im Drüsenepithel des Uterus ein helles Band auf, welches den Uterus längs durchzieht, und zu beiden

Textfig. 17.

Einmündung der Receptaculumschläuche in den Uterus von *Crepidula*. Allgem. Bez. S. 229. REICH. Obj. 5, Oc. 2.

Seiten dieses Bandes befinden sich hellere Drüsenpartien als die sonstigen Uterusdrüsen.

Links neben dem Oviduct mündet das Receptaculum in den Uterus (Taf. V, Fig. 2b, *rec*). Es besteht aus drei nebeneinanderliegenden Schläuchen, welche in einiger Entfernung erweitert sind (Taf. V, Fig. 2b und Textfig. 17, *rec*) und hier das Sperma enthalten. Die Wandung der Receptaculumschläuche besteht aus niedrigem, hellem Epithel mit großen, schwach färbbaren Kernen (Taf. VIII, Fig. 20, *ep*). Wimpern fehlen auch hier ebenso wie im Uterus. Dem

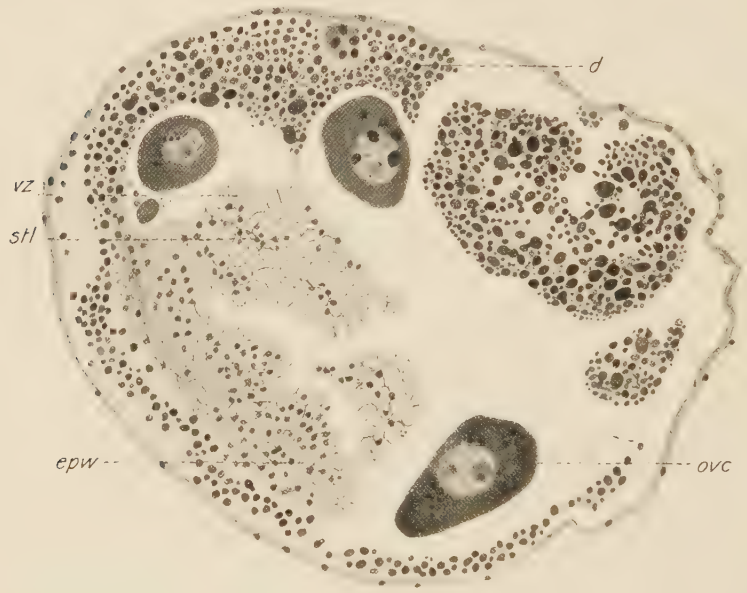
Epithel liegt außen eine muskulöse Hülle auf (*mh*). Die Spermatozoen sitzen in dem weitesten Teil der Schläuche dem Epithel auf, vielleicht, weil sie durch dasselbe ernährt werden. Jetzt, wo wir den Bau des Receptaculums kennen, erscheint es verständlich, weshalb bei *Crepidula* der Penis eine distal zugespitzte Rute ist und Drüsen trägt, bei *Calyptraea* dagegen mit einer Spitzentasche endigt (S. 178). Man wird annehmen müssen, daß in beiden Fällen der Penisbau der Gestaltung des Receptaculums angepaßt ist. Bei *Calyptraea* wurden die sehr feinen Receptaculumschläuche durch ein Auspressen der an sie gelegten Tasche gefüllt (Textfig. 5, S. 178), hier bei *Crepidula* kann der zugespitzte Penis an jeden der drei weiteren Schläuche bei der Begattung angelegt werden und das Secret seiner Drüsen an der Spitze erleichtert den Abschluß.

Der vaginale Abschnitt des Uterus ist, wie bei *Calyptraea*, drüsenfrei und hängt auf einer Papille unmittelbar hinter der Anuspapille frei in die Mantelhöhle hinein (Taf. V, Fig. 2b, *vag*). Er ist nicht, wie Kleinsteuber (14) angibt, stets umgeknickt; nur an konservierten Tieren findet man ihn bald nach hinten gebogen, bald schräg nach vorn gerichtet, ein Zeichen, daß er am lebenden Exemplar keine bestimmte Lage einnimmt.

Die Umwandlung des Genitalapparates im Zusammenhang mit dem protandrischen Hermaphroditismus zeigt dieselben Erscheinungen, wie bei *Calyptraea*. Genügend viele Übergangstiere standen mir zur Verfügung. Auch hier fällt sofort die verschiedene Körpergröße und bei weiterer Betrachtung das reziproke Verhältnis von Penis und Uterus ins Auge. Im Gegensatz zu dem Verhalten von *Calyptraea* schwindet hier aber der Penis bei älteren Exemplaren weiblichen Stadiums ganz, während dort stets ein Rudiment nachweisbar war.

Die Zwitterdrüse ändert in gleicher Weise Gestalt und Funktion, wie wir es bei *Calyptraea* (S. 186) sahen. Die Ampulle verstreicht hier nicht so plötzlich, wie bei voriger Gattung, denn ich habe oft Übergänge darin gesehen und festgestellt, wie sich dieser Vorgang hier vollzieht: das Epithel der Ampulle beginnt bei den zu weiblicher Funktion schreitenden Übergangstieren eine enorme Wucherung ins Lumen hinein auszuführen (Taf. VIII, Fig. 21a). Auch löst es sich stellenweise (Taf. VIII, Fig. 21b) von der Bindegewebshülle ab. Die Zellen dieser Wucherungen werden hell und von blasenförmigem Aussehen und enthalten Körnchen, welche wohl als Stoffwechsel- oder Abbauprodukte aufzufassen sind (*kö*). Während diese Epithelwucherungen vor sich gehen, verkleinert sich die Ampulle bis

zum völligen Schwund. Sind die Tiere alsdann gänzlich zu weiblicher Funktion übergegangen, so finden wir doch immer noch Reste dieser Epithelwucherungen in Gestalt einzelner Zellketten am Übergang von Gonade und Ausführgang. Diese zeigen manchmal ein Aussehen, welches an Nierenzellen erinnert (Textfig. 18 *epw*). Die Lagerung in Trabekeln mit Stützlamellen (*stl*), die Bildung von Vacuolen in den hellen Zellen (*vz*), welche oft geplatzt sind und ihre körnigen Concremente, deren chemische Zusammensetzung ich jedoch nicht feststellen konnte, abgeben — alles dies entspricht den Gestaltungsverhältnissen



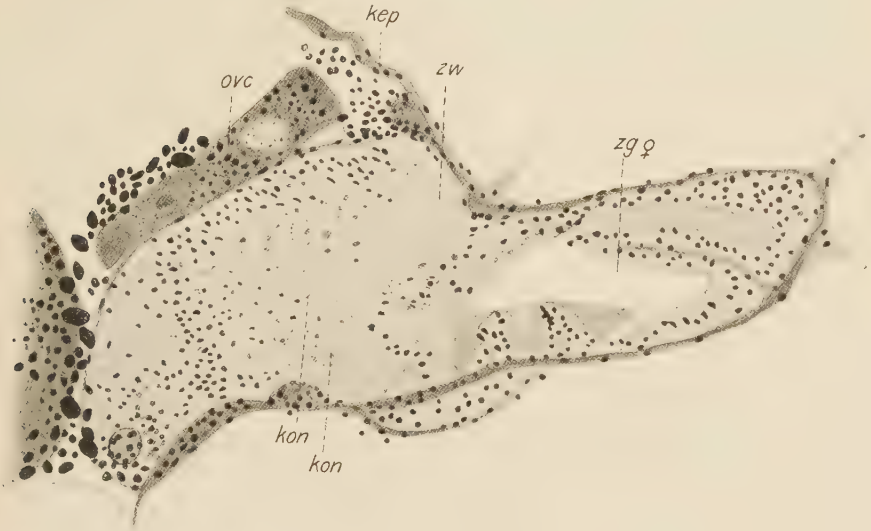
Textfig. 18.

Epithelwucherungen an der Grenze von Gonade und »Oviduct« bei *Crepidula*. *epw*, Epithelwucherungen; *stl*, Stützlamellen; *vz*, Zellen mit Vacuolen; *d*, Dotter; *ovc*, Ovocyte. REICH. Obj. 5, Oc. 2.

in der Niere. Ob dies mehr als eine äußere Analogie ist, mag dahingestellt bleiben. Jedenfalls ist die damit erfolgende allmähliche Abstoßung und Ersetzung des Ampullenepithels sicher. In einigen Fällen erschienen die Reste dieser Epithelwucherungen bei Tieren weiblicher Funktion freilich von etwas anderm Aussehen, nämlich langgestreckt und wenig Nierenzellen gleichend (Textfig. 19, *zw*). Doch die helle Zellfarbe und die in den Zellen enthaltenen Concremente (*kon*) sind auch hier auffallend.

Die Umwandlung des Zwitterganges vom »Vas deferens« zum

Ausführgang der weiblichen Geschlechtsprodukte, sowie die Entstehung und Ausbildung des Gonopericardialganges verläuft genau so, wie bei *Calyptraea*, so daß ich nur auf das dort Gesagte zu verweisen brauche. Auch hier habe ich alle Übergangsstadien gesehen. Fol-



Textfig. 19.

Zellwucherungen wie in Fig. 18, aber von andrem Aussehen. *kep*, Keimepithel; *zw*, Zellwucherungen, *zg*♀, Zwittergang in weibl. Funktion; *kon*, Concremente; *ovc*, Ovocyte. REICH. Obj. 5, Oc. 2.

gende Tabelle veranschaulicht das Auftreten des Gonopericardialganges bei verschiedener Geschlechtsfunktion.

Geschlechts-Funktion		♂	♂ mE[1]	☿	♀	SS.
Es wurden geschnitten		9	5	4	6	24[2]
Gonopericardialgang bzw. seine ersten Anlagen	vorhanden	—	3*	4*	6	13
	nicht vorh.	8	1	—	—	9
unentschieden		1	1	—	—	2

[1] ♂mE bedeutet, daß vereinzelte Eizellen im Hoden vorhanden sind, die Ausführgänge aber noch rein männlich sind.

[2] Das Vorhandensein des Gonopericardialganges wurde hier auch bei makroskopischer Präparation vieler Tiere des weiblichen Stadiums nachgewiesen.

* Der Gang ist hier nur als Anlage (aneinandergereihte Mesenchymelemente oder Epithelstrang) vorhanden.

Einige Besonderheiten ergeben sich für die Uterusbildung von *Crepidula*, da hier nicht der proximale Teil der Samenrinne in der

Höhe der Kiemenhöhle am Mantel um den Schalenmuskel herumzieht, sondern gleich an seiner linken Seite auf das Epipodium herabgeht. Aber auch hier wird der proximale Teil der Samenrinne durch Vertiefung und Schließung, durch starkes Wachstum und Drüsenbildung zum Uterus der Tiere weiblicher Funktion. Es liegt an dem flacheren Bau von *Crepidula* und dem dadurch bedingten Verlagern des Schalenmuskels nach rechts und Zurückschieben des Eingeweidesackes bei Größenzunahme des Mantels, daß der Porus genitalis im männlichen Geschlecht hier sich links am hinteren Rande des Schalenmuskels befindet (Taf. V, Fig. 2a, *pg* ♂), und so das proximale Stück der Samenrinne zuerst ein Stückchen neben dem Schalenmuskel an der Decke der Kiemenhöhle verläuft. Hier bei *Crepidula* ist es nun das neben dem Columellarmuskel verlaufende Stück der Wimperrinne, welches sich erweitert und die junge Uterusanlage bildet. Diese dehnt sich aus und wächst in den Mantel und vorderen Rand des Eingeweidesackes hinein. Hierdurch erklärt sich auch die Lagerung des Uterus von *Crepidula* links neben dem Schalenmuskel (Taf. V, Fig. 2b, *ut*), während sie bei *Calyptraea* (Taf. V, Fig. 1b; Textfig. 2b, *ut*) vor ihm war.

In betreff der Receptaculumbildung und Ausbildung des vaginalen Teils des Uterus brauche ich, da beides analog *Calyptraea* vor sich geht, nur auf das dort Gesagte (S. 180 u. 190) zu verweisen.

3. *Capulus hungaricus.*

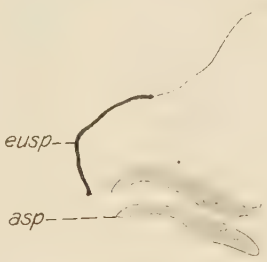
Zu meinen weiteren Untersuchungen stand mir *Capulus hungaricus*, einer der nächsten Verwandten der Calyptraeiden zur Verfügung. Seine Gestalt weicht bekanntlich stark von den beiden andern, hier bearbeiteten Formen ab. Hervorheben möchte ich von diesen Abweichungen nur folgende:

1. Die vertikale Windung des Eingeweidesackes,
2. den langen, mit Rinne versehenen Rüssel,
3. den hufeisenförmigen Schalenmuskel, welcher den Eingeweidesack mit zwei Flügeln von hinten als Halbring umfaßt und sich an beiden Seiten symmetrisch an die Schale anheftet.

Doch hier interessiert uns nur der Genitalapparat, der, wie wir sehen werden, ebenfalls von dem der beiden vorher betrachteten Calyptraeiden in manchen Punkten bedeutend abweicht.

Die Gonade erfüllt die rechte Seite des Eingeweidesackes und greift auch von oben über die viscerale Organmasse herüber. Sie wird links von Pericard und Magen, vorn und von unten von der Verdauungsdrüse begrenzt. Im männlichen Stadium besteht sie aus vie-

len dichtgedrängten, schlauchförmigen Follikeln. Auch hier unterscheidet man haarförmige und wurmförmige (apyrene) Spermatozoen (Textfig. 20). Mitten in der Gonadenmasse schließen sich die Follikelschläuche zu einer gewaltigen Ampulle zusammen (Taf. V, Fig. 3a, *amp*). Diese kommt links aus der Gonade hervor und erstreckt sich von links hinten nach rechts vorn im Eingeweidesack. Sie stellt auch hier den proximalen, stark erweiterten und verschlungenen Teil des Samenleiters dar und enthält das reife Sperma. Ihre Wandung wird von niedrigem, wimperlosem Epithel gebildet.



Textfig. 20.

Spermatozoen von *Capulus*. *eusp*, eupyrene, *asp*, apyrene Spermatozoen. REICH. Hom. Imm. $^1/_{12}$, Oc. 4.

Diese Ampulle läuft aus in den engen Samenleiter. Er ist nur kurz, ja noch kürzer als bei *Calyptraea* und *Crepidula*, und geht von links nach rechts vorn. Im Querschnitt ist er kreisrund (Textfig. 21). Helles, kubisches Wimperepithel bildet seine Wandung (*wep*), eine muskulöse Hülle (*mh*) umgibt ihn. So zieht er an die linke Seite des rechten Flügels des hufeisenförmigen Schalenmuskels. Hier tritt er in eine Tasche ein (Taf. V, Fig. 3a; Textfig. 22, *gt*). Dieses, als Teil des männlichen Apparates unverständliche Gebilde, wird in seiner Bedeutung klar, wenn man die weiblichen Geschlechtsorgane berücksichtigt, denn dann erkennt man in ihm sofort die junge Uterusanlage. Diese Tasche liegt also eng dem rechten Flügel des Schalenmuskels an (Taf. V, Fig. 3a, *gt*). Hohes Epithel mit starker Muskellage (Textfig. 22, *mh*) bildet ihre Wand. Die Tasche ist weit nach vorn und unten hin geöffnet. Im vorderen offenen Teil (Taf. VIII, Fig. 22) liegen die Kerne viel dichter und sind länglich. Dieser Teil grenzt an die Anuspapille (*ap*), von der aus ein Lappen, in welchen Muskeln ausstrahlen (*vl*), links neben der Taschenöffnung herabhängt, so daß

Textfig. 21.

Zwittergang im männlichen Stadium von *Capulus*. Allgem. Bez., außerdem *mh*, muskulöse Hülle. REICH. Obj. 7a, Oc. 2.

er wahrscheinlich zu ihrem Verschluß benutzt werden kann. Dieser Lappen gehört seiner histologischen Struktur nach an seiner Außenseite dem Epithel der Körperwand, an seiner Innenseite der Tasche an. Bewimperung ist in diesem taschenförmigen Gebilde, ebenso wie deren Basalapparat, bei meinen Präparaten nicht nachweisbar. Man könnte aber doch vielleicht viele kurze, feine Fasern im Lumen der

Textfig. 22.

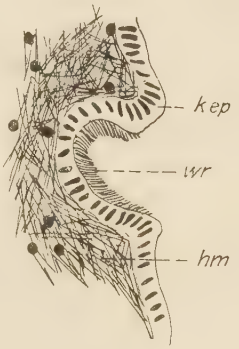
Geschlechtstasche von *Capulus* im männl. Stadium. *gt*, Geschlechtstasche; *zg*♂, Zwittergang männl. Funktion; *mh*, muskulöse Hülle; *rep*, Receptaculumepithel; *rcg*, Receptaculumgang. Daneben die allgem. Bez. S. 229. Reich. Obj. 5, Oc. 3.

Tasche für abgefallene Wimpern halten (Taf. VIII, Fig. 22, *w*?). Die mangelhafte Alkoholkonservierung meiner Tiere erlaubt keine Entscheidung, läßt aber anderseits den Wimperabfall fast erwarten. Auch an der Körperoberfläche sind Wimpern nicht zu finden, während sie im Darm und in einigen Teilen des Genitalapparates vorhanden sind.

Höchst eigentümlich ist es, daß dieser Tasche im männlichen

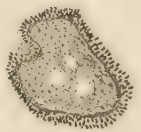
Geschlecht schon ein Receptaculum, wie wir es im weiblichen Geschlecht haben, zukommt. Es besteht aus einer großen, Sperma enthaltenden Blase (Taf. V, Fig. 3a und Textfig. 22, *rec*), welche mit kurzem Stiel, schräg der Gonoducteinmündung gegenüber, der Tasche ansitzt. Die Wandung der Receptaculumblase besteht aus niedrigem, wimperlosem Epithel (Textfig. 22. *rep*). Ihr kurzer Ausführgang (*rcg*), welcher auch unbewimpert zu sein scheint, ist von einer sehr starken Muskellage (*mh*) umschlossen.

An diese Tasche schließt sich vorn an ihrer Öffnung eine Samenrinne an, welche links am rechten Flügel des Schalenmuskels zum Halse des Tieres herabzieht und rechts an diesem selbst, da ein Epipodium fehlt, zum Penis geht. Sie ist ziemlich flach und stellt eine Einsenkung des Halsepithels dar, welches in der Rinne (Textfig. 23, *wr*) starke Wimpern trägt.



Textfig. 23.
Wimperrinne von *Capulus* am Halse verlaufend. *wr*, Wimperrinne; *hm*, Halsmuskulatur; *kep*, Körperepithel. Reich. Obj. 5, Oc. 4.

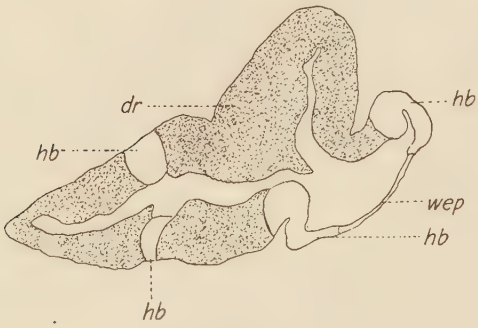
Der Penis ist ein unmittelbar hinter dem rechten Tentakel sitzendes, kompaktes Gebilde ohne Drüsen oder Spitzentasche (Taf. V, Fig. 3a, *p*). Er wird meist in die Mantelhöhle zurückgeschlagen, und es ist wohl aus diesem Grunde seine Existenz früheren Autoren entgangen, so daß die Lehrbücher [Lang (20), Bronn-Simroth (6)] die Capuliden als penislos anführen. An dem Penis geht bis zur Spitze die Wimperrinne hinauf. Längs-, Quer- und Periphermuskelfasern durchziehen seinen Körper und lassen nur Platz für einige Blutlacunen (Textfig. 24).



Textfig. 24.
Querschnitt durch den Penis von *Capulus*. Reich. Obj. 5, Oc. 2.

Der Geschlechtsapparat in seinem weiblichen Stadium gleicht der soeben dargelegten Konfiguration des männlichen Apparates fast völlig. Die Gonade hat dieselbe Ausdehnung; ihre Follikel sind mehr bläschenförmig. Eine Ampulle ist nicht vorhanden; dafür ist der Gonoduct weiter und länger als im männlichen Geschlecht. An seinem Epithel konnte ich weder Wimpern, noch deren Basalapparat nachweisen. Das Aussehen des weiblichen Gonoductes ähnelt sehr dem des männlichen Geschlechtsleiters, indes fehlt hier die muskulöse Hülle, welche wir dort fanden. Seine Mündungsstelle am Uterus

und dessen Lage kennen wir schon aus der Beschreibung des männlichen Apparates, denn er entspricht ganz der dort vorgefundenen Tasche; er ist jedoch hier sehr groß, und seine Wandung wird von Drüsenmassen gebildet. Textfig. 25 gibt einen schematischen Horizontalschnitt, Textfig. 26 einen Vertikalschnitt durch den Uterus wieder. Der vordere Teil, in der Nähe der nach unten gerichteten Geschlechtsöffnung, ist drüsenlos und bewimpert (*wep*). In den Drüsenmassen der Wandung finden wir dieselbe Differenzierung wieder, wie wir sie bei *Calyptraea* und *Crepidula* sahen. Es sind hier zwei helle Drüsenbänder vorhanden (Textfig. 25, *hb*), welche von oben nach unten sattelförmig den Uterus umfassen. Bewimperung scheint sich nur am drüsenlosen Teil, aber nicht an den Drüsenkomplexen zu befinden. Ich kann mangels gut konservierter Tiere hierüber jedoch nichts Bestimmtes sagen. Aus demselben Grunde kann ich auch auf die feinere Histologie der Uterusdrüsen nicht eingehen. Textfig. 27 gibt hierüber einige Auskunft. Die Kerne der Drüsen sind klein und meist länglich. Stützzellen scheinen bis auf wenige Kerne geschwunden zu sein. In der »hellen Stelle« (*ddr*) finden sich Concremente. Nach außen umgibt den Uterus eine Hülle, deren Beschaffenheit ich nicht feststellen konnte.



Textfig. 25.

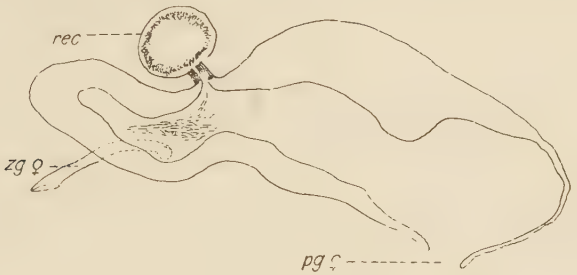
Schematischer Horizontalschnitt durch den Uterus von *Capulus*. *dr*, Drüsen; *hb*, helles Drüsenband; *wep*, Wimperepithel.

Die Receptaculumblase ist im weiblichen Stadium sehr groß und ihr kurzer Ausführgang mit gewaltigem, muskulösem Sphincter (Taf. VIII, Fig. 23, *m*) umgeben. Ihre Lagebeziehung zu Uterus und Gonoducteinmündung gibt Textfig. 26 wieder. Die Wandung des Receptaculums wird ebenso wie im männlichen Geschlecht von ganz niedrigem, flimmerlosem Epithel gebildet (Textfig. 22, *rep*), ihr Ausführgang von kubischem, ebenfalls offenbar flimmerlosem Epithel umkleidet (Taf. VIII, Fig. 23, *ep*).

Samenrinne und Penis fehlen im weiblichen Stadium völlig.

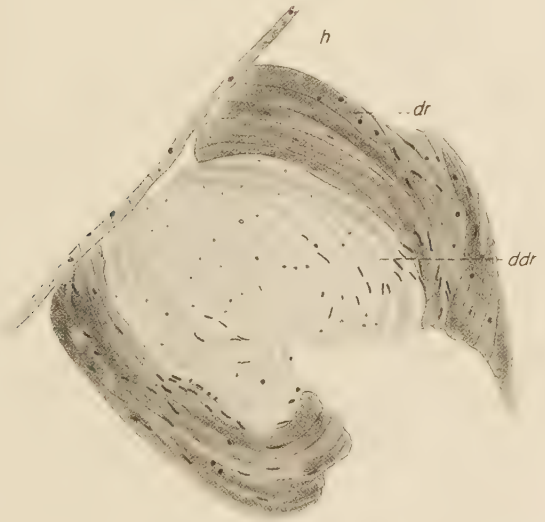
Es herrscht also auch bei *Capulus* protandrischer Hermaphroditismus, was bisher noch nicht bekannt war. Es ist aber der Ge-

schlechtsapparat, männlich oder weiblich funktionierend, fast gleich beschaffen, so daß im männlichen Geschlecht die Organe, welche im weiblichen Stadium gebraucht werden, schon vorhanden sind. Ich hatte allerdings nicht so hinreichend Tiere dieser Species zur Verfü-



Textfig. 26.

Schematischer Sagittalschnitt durch den Uterus von *Capulus*. Allgem. Bez. S. 229.



Textfig. 27.

Helles Drüsenband im Uterus von *Capulus*. *h*, Hülle des Uterus; *dr*, Drüsen; *ddr*, differenzierte Drüsen. REICH. Obj. 5, Oc. 2.

gung, daß ich alle Übergänge der einzelnen Organteile verfolgen konnte; doch sind diese Änderungen hier jedenfalls sehr gering. Einem eventuellen Einwande des Inhaltes, daß ich vielleicht nicht ganz junge Männchen zur Verfügung gehabt hätte, bei denen dann vielleicht doch noch nicht die Uterustasche und das Receptaculum angelegt wären,

möchte ich begegnen mit der Erklärung, daß unter den von mir untersuchten Tieren eins sich befindet, welches sicher im Stadium reinster männlicher Geschlechtstätigkeit ist, denn die Gonade enthält keine Ovocyte, und der Penis ist groß und gut entwickelt; trotzdem ist die Tasche und das spermagefüllte Receptaculum auch hier vorhanden.

IV. Vergleich der drei Geschlechtsapparate.

(Vgl. Taf. V. Fig. 1, 2, 3*a* und *b*.)

Wenn wir nun einen Blick auf unsre Untersuchungsergebnisse werfen, so sehen wir ein großes Übereinstimmen bei *Calyptraea* und *Crepidula*, entsprechend ihrer nahen Verwandtschaft. *Capulus* weicht dagegen stark ab.

Der männliche Apparat ist bei den drei untersuchten Species in den gröberen Zügen fast gleich. Bei ihnen allen haben wir eine, aus schlauchförmigen Follikeln zusammengesetzte Gonade, anschließend, als Aufknäuelung des proximalen Teiles des Gonoductes, eine große Ampulle und hieraus entspringend einen engen, kurzen »Samenleiter«, welcher in die Nähe des Schalenmuskels zieht. Dann zeigen sich jedoch Unterschiede: bei *Calyptraea* und *Crepidula* mündet das »Vas deferens« frei in die Mantelhöhle, bei ersterer Form links vorn, bei letzterer auch links, aber mehr rückwärts neben dem Schalenmuskel. Bei *Capulus* dagegen tritt der Zwittergang im männlichen Stadium schon in eine, dem später sich bildenden Uterus entsprechende, Tasche und mündet durch deren Vermittlung erst in die Mantelhöhle.

Bei allen drei untersuchten Formen schließt sich an den männlichen Porus genitalis eine offene Samenrinne an, welche am Schalenmuskel herab auf den Hals, bzw. auf das Epipodium herabzieht und an ihm entlang zum Penis geht. Letzteres Gebilde, welches entgegen früheren Autoren auch *Capulus* zukommt, ist groß und muskulös und sitzt unmittelbar hinter dem rechten Tentakel dem Kopfe an. Es unterscheidet sich aber in den drei Species beträchtlich: bei *Calyptraea* trägt der Penis ein kompliziertes Gebilde, die Spitzentasche, welche *Crepidula* und *Capulus* fehlt. Bei diesen beiden Formen ist der Penis eine distal zugespitzte Rute, an der die Samenrinne bis zur Spitze hinaufzieht. Er ist bei *Crepidula* mit einer Drüsenkrone an der Spitze und basalen Einzeldrüsen versehen. Dem *Capulus*-Penis fehlt sowohl die Spitzentasche, als auch jegliche Drüsenbildung. Der Penis wird bei allen drei Species gern in die Mantel-

höhle zurückgeschlagen. Bei *Capulus* liegt er zumeist so weit nach innen, daß er mit seinem distalen Ende links neben den rechten Flügel des Schalenmuskels gelangt und so unmittelbar neben der Geschlechtstasche liegt.

Im weiblichen Stadium haben wir bei *Capulus* stärker von denen bei *Calyptraea* und *Crepidula* abweichende Verhältnisse. Während die beiden letzteren einen kräftigen, in Längsfalten gelegten »Oviduct« besitzen, in den von links her der ebenso gebildete Gonopericardialgang einmündet, ist der erstere bei *Capulus* eng und ungefaltet, und das phylogenetisch wichtige Organ, der Gonopericardialgang, fehlt hier völlig.

Bei allen drei Species mündet der Gonoduct im weiblichen Stadium in einen großen, drüsigen Uterus, von annähernd gleichem Bau und gleicher Differenzierung der Drüsenpartien. Er liegt seiner Entwicklung entsprechend bei *Calyptraea* vor dem Schalenmuskel, bei *Crepidula* links neben und nur mit dem vaginalen Teil vor demselben, bei *Capulus* nur links neben dem rechten Flügel des hufeisenförmigen Schalenmuskels.

Das Receptaculum besteht bei *Calyptraea* aus etwa sechs sehr engen, verknäuelten Schläuchen mit blasigen Erweiterungen, bei *Crepidula* aus drei kolbigen, unverschlungenen Schläuchen, bei *Capulus* aus einer einzigen großen Blase mit kurzem Stiel.

Während *Calyptraea* und *Crepidula* eine drüsenlose vaginale Verlängerung des Uterus besitzen, fehlt eine Vagina bei *Capulus* völlig, und der Uterus öffnet sich direkt in seinem vorderen Teil zur Mantelhöhle.

Wir sahen, daß bei allen drei untersuchten Species protandrischer Hermaphroditismus herrscht. Hierbei wird bei *Calyptraea* und *Crepidula* im weiblichen Stadium dem umgewandelten männlichen Apparat der Uterus als Neubildung angefügt, denn er bildet sich aus dem proximalen Teil der Samenrinne, welche als sekundäre Mantelhöhleneinstülpung nicht zum eigentlichen Genitalapparat gehört; bei *Capulus* wird indes die schon im männlichen Geschlecht vorhandene Geschlechtstasche zum Uterus. Das Receptaculum bildet sich bei den beiden ersteren durch Ausstülpung vom jungen Uterus, bei *Capulus* ist es schon im männlichen Stadium vorhanden und in Funktion. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen könnten nur zeigen, ob auch bei *Capulus* eine Ausstülpung der Uterusanlage (= Geschlechtstasche) zur Receptaculumbildung verwandt wird. — Der im Übergange von einer zur andern Geschlechtsfunktion sich rückbildende

Penis erhält sich bei *Calyptraea* stets als Rudiment, bei den beiden andern Species schwindet er völlig im weiblichen Stadium.

Anhang: Besprechung neuerer Arbeiten.

Wie ich in der Einleitung hervorhob, macht sich ein Mangel an neueren Arbeiten über den Geschlechtsapparat der höheren Prosobranchier recht fühlbar. Spezielle Arbeiten über den Genitalapparat der von mir untersuchten Calyptraeidenspecies und über *Capulus hungaricus* existieren nicht. In seiner »Morphologie der Prosobranchier« (12b) hat zwar Haller auch die Geschlechtsorgane mehrerer Calyptraeiden morphologisch sowohl wie histologisch untersucht, doch von meinen Tieren hat er nur *Janacus* = *Crepidula unguiformis* (und zwar nur in einem Exemplare) studiert. Da schon Plate (31a) einige Ungenauigkeiten in diesen Untersuchungen aufgedeckt hat und auch Kleinsteuber (14) den Verfasser verbessert, will ich nur kurz auf das über *Crepidula unguiformis* Gesagte eingehen. Seine Darstellung der gröberen Morphologie stimmt mit meinen Untersuchungsergebnissen überein. Haller stellt richtig dar, daß der Ausführgang im männlichen und weiblichen Geschlecht kurz und nicht gewunden ist, daß der »retortenförmige« Uterus links neben dem Schalenmuskel gelagert und in einen drüsigen, der Kiemenhöhlenwand angewachsenen und einen nicht drüsigen, freien Teil gegliedert ist, daß ferner der Eileiter helles, kubisches Wimperepithel trägt und in Längsfalten gelegt ist. Daß eine muskulöse Hülle den hinteren Eileiterteil umgibt, konnte ich allerdings für meine Calyptraeiden nicht finden. Es sollen dann von unten her in den Uterus einzelne, etwas verzweigte Drüsenschläuche einmünden, welche vielleicht als Receptaculum zu deuten wären. »An Schnitten fand ich«, sagt der Verfasser, »immer diese Drüsen mit zusammengeballtem Sperma gefüllt, woraus ich schließe, daß sie das in den Uterus eingeführte Sperma längere Zeit zu bergen und somit als Receptacula seminis zu dienen haben.« Haller hat demnach wohl wirklich das Receptaculum vor sich gehabt; spricht aber dann mit Unrecht von »Drüsenschläuchen«, besonders da er seine Histologie — helles, kubisches Epithel — beschreibt. Drüsen habe ich für die von mir untersuchten Tiere ebensowenig im Receptaculum gefunden, wie Scheidig (36) an dieser Stelle für *Crucibulum* und Kleinsteuber (14) für *Trochita*, *Calyptraea* und *Janacus*. Der Uterus ist nach Haller durch Querrinnen auf der Oberfläche segmentiert. Ich halte dies nicht für eine regelmäßige Erscheinung. Die Wandung des Uterus besteht nach ihm bei den Calyptraeiden aus »hohem,

cilienlosem Drüsenepithel«. Wir dagegen sahen, daß zwischen die Drüsen des Uterusepithels schmale Stützzellen eingeschoben sind, welche bei *Calyptraea* Flimmern tragen, bei *Crepidula* allerdings nicht. Das Vorhandensein von protandrischem Hermaphroditismus und dem Gonopericardialgang ist dem Verfasser entgangen; demgemäß auch die Umwandlungserscheinungen, bzw. Neubildungen des Genitalapparates.

Ferner liegt eine Arbeit von Scheidig (36) vor, allerdings über *Crucibulum*; doch da der Verfasser zu seinen Untersuchungen am weiblichen Apparat *Crepidula moulinsii* heranzieht, will ich hier seine Arbeit streifen. Hinsichtlich der Protandrie hat Scheidig nichts feststellen können. Bei der Besprechung der Ortonschen Untersuchungsergebnisse über diese Frage sagt der Verfasser: »Ich glaube sicher, daß dieser protandrische Hermaphroditismus in der Calyptraeidenfamilie weiter verbreitet ist, da ich auch bei *Crucibulum* unter ungefähr 25 Exemplaren zwei Tiere fand, bei denen der Penis fast rudimentär war, während der Uterus wohl entwickelt war. Leider konnte ich andre Zwischenformen nicht beobachten, so daß irgendein Schluß nicht gefolgert werden konnte.« Er gibt dann weiter an, daß der männliche Apparat dieselbe Ausdehung hat wie der weibliche. Der Eileiter ist auch bei seiner Species in Längsfalten gelegt; seinen direkt an den Eierstock grenzenden Teil soll Ringmuskulatur umgeben (vgl. Haller, S. 210). Letzteres habe ich an *Crepidula unguiformis* nicht konstatieren können, doch könnte es ja bei *Crepidula moulinsii* der Fall sein. Das Receptaculum dieser Form besteht aus drei verzweigten Schläuchen nach Scheidig, doch zeigt seine Abbildung es als einen Schlauch mit drei distalen Sprossen. Die Receptaculumschläuche, welche von niedrigem Epithel gebildet werden, umgibt Ringmuskulatur, die Spermatozoen sind der Wand zugekehrt. Dasselbe habe ich für *Crepidula unguiformis* auch feststellen können. Der Verfasser unterscheidet auch hier zweierlei Spermatozoen: haarförmige und solche mit breiterem, spiraligem Kopf. Diese letzteren sind, wie ich mit Kleinsteuber (14) annehme, nicht etwa die wurmförmigen Spermatozoen, sondern Entwicklungsstadien der haarförmigen. Der Verfasser hat wahrscheinlich die ersteren nicht gefunden, die doch sicher, wie überall, wo sie bekannt sind, von letzteren völlig abweichen. Der Samenleiter von *Crepidula moulinsii* liegt nach Scheidig in Längsfalten. Meine Untersuchungen für *Calyptraea sinensis* und *Crepidula unguiformis* ergaben, daß eine Längsfaltung nur bei weiblicher Funktion des Zwitterganges auftritt. Das über den Penis und seine Innervation bei *Crepidula moulinsii* vom Verfasser

Angegebene entspricht in den gröberen Zügen den gleichen Verhältnissen der von mir untersuchten *Crepidula*-Species.

Von größerer Bedeutung für meine Arbeit, als die soeben angeführten Veröffentlichungen ist die Publikation von Kleinsteuber (14), von welcher schon auf S. 171 die Rede war.

Ich kann in vielen Stücken die Ergebnisse des Verfassers dieser Arbeit bestätigen, in ebenso vielen Punkten jedoch weichen meine Beobachtungen so stark von den seinen ab, daß ich schon glaubte, geographische Variationen könnten dabei — abgesehen vom Gonopericardialgang — mit im Spiele sein, denn seine *Crepidula* stammt aus Chile, meine aus Neapel. Es betreffen jedoch in demselben Maße diese Abweichungen auch *Calyptraea*, eine Form, welche wir beide aus Neapel bezogen hatten, und es verliert daher meine Annahme, es könnten geographische Varietäten vorliegen, auch für *Crepidula* an Wahrscheinlichkeit. Das von Kleinsteuber bearbeitete Material mit dem meinigen zu vergleichen, war mir unmöglich, da Herr Professor Plate, dem dasselbe gehört, sich zur Zeit auf einer Forschungsreise befindet.

Am auffallendsten ist, daß Kleinsteuber bei seinen Untersuchungen den Gonopericardialgang weder bei *Calyptraea* noch bei *Crepidula* gefunden hat, obwohl er den, in nächster Nähe aus dem vordersten Pericardzipfel abgehenden Renopericardialgang genau beschreibt. Ferner geht der Verfasser, der doch das Vorhandensein des protandrischen Hermaphroditismus kennt, auf die dabei notwendigerweise stattfindenden Umwandlungserscheinungen gar nicht ein, abgesehen von der Erwähnung des reziproken Verhältnisses von Penis und Uterus in seiner Tabelle mit Größenangabe der Tiere. Auch kann es den unkundigen Leser geradezu irre führen, wenn er einen »männlichen« und »weiblichen« Geschlechtsapparat beschreibt, wo für ihn doch die Zwittrigkeit erwiesen ist.

Im einzelnen ergibt sich, wenn ich Kleinsteubers Beschreibungen den meinigen gegenüberstelle, folgendes:

1. Betreffs *Calyptraea*.

Lage und Ausdehnung der Gonade entsprechen dem, was auch ich fand. (Ich spreche aber nicht von Hoden und Ovar, sondern von Zwitterdrüse in männlicher bzw. weiblicher Funktion.) Der Eileiter soll in der Gonade mehrfach verzweigt sein. Dies fand ich nicht, denn er geht kontinuierlich in einen Gonadenfollikel über, und die andern öffnen sich ineinander. Lage und Histologie des Eileiters, desgleichen die Topographie und Morphologie des Uterus stimmen ungefähr mit

meinen Untersuchungsergebnissen überein. Die histologische Beschreibung, die der Verfasser vom Uterus gibt, ist jedoch nicht annähernd erschöpfend. Seine Tafel 21, Fig. 17 gibt offenbar (entgegen seiner Tafelerklärung) ein Stück des Uterusepithels nur aus dem vaginalen Teil wieder, da bloß vereinzelt Drüsenzellen abgebildet sind. Richtig ist seine Angabe, daß im hinteren Teil des Uterus viele Drüsen zwischen Stützzellen mit länglichem Kern eingelagert sind. Dagegen muß ich bestreiten, daß »rein drüsige Zellkomplexe (seine Textfig. Y, *dr*) mit drüsenfreien abwechseln«. KLEINSTEUBER sagt weiter: »An einzelnen Stellen sind helle Drüsenzellen mit länglichen, schmalen Kernen in Knospenform angeordnet«. Ein Verfolgen dieser »Knospendrüsen« durch eine Schnittserie hätte dem Verfasser gezeigt, daß hier nicht knospenartige Drüseneinlagerungen vorliegen, sondern daß dieselben ein differenziertes, den Uterus mehrfach durchziehendes Band darstellen (S. 182 u. 183). Daß eine starke Flimmerung den Uterus von *Calyptraea* auszeichnet, kann ich bestätigen, nicht aber, daß dieselbe im hinteren Abschnitt fehlt und hier der Uterus vier Falten aufweist. Verfassers Textfig. Z *ut* zeigt ja auch schon fünf Falten! Betreffs des Receptaculums gibt KLEINSTEUBER an, daß dasselbe »nach kurzem, stark gewundenem Verlauf sich in drei Teile teilt, die — ebenfalls gewunden — am Ende sich zu kleinen Blasen erweitern, in denen dichtgeballt das Sperma lagert«. Wir sahen dagegen (S. 184), daß meist sechs enge Receptaculumschläuche vorhanden sind, die nebeneinander in den Uterus münden, daß sie aufgeknäuelt und distal zu spermahaltenden Blasen erweitert sind. Auch HALLER (12b) (S. 210) spricht von mehreren Schläuchen des Receptaculums. KLEINSTEUBERS histologische Angaben über dieses Organ habe ich im großen und ganzen bestätigt gefunden. Für das männliche Stadium von *Calyptraea* stimmen des Verfassers Befunde auch nur in den gröberen Zügen mit meinen überein. So schließe ich mich nicht darin ihm an, daß die Ampulle Flimmern an ihrem Epithel tragen und das Vas deferens vor dem Schalenmuskel herum diesem sich anschmiegend auf das rechte Epipodium treten soll (vgl. meine Angaben S. 176 und 177 u. f.). Völlig abweichend ist der Penis dargestellt. Von der Spitzentasche desselben ist dem Verfasser nichts bekannt. Seine Textfig. F und D_1 scheinen mir nicht Tiere rein männlichen Geschlechtes, sondern Übergangstiere wiederzugeben, da der Penis dort sehr klein und unausgebildet gezeichnet ist. Überhaupt glaube ich, daß KLEINSTEUBER gar kein rein männliches Tier zur Verfügung gehabt hat, wie vielleicht auch keine älteren Tiere weiblicher Geschlechtsfunktion; messen doch

seine Calyptraeen 3 zu 4 mm bis 7 zu 8,5 mm, während meine im größten Manteldurchmesser 1,0—15,5 mm lang sind, rein männlich funktionierende Tiere (nach S. 185) aber nur eine Größe von 1,4—3,0 mm haben.

2. Betreffs *Crepidula* muß ich folgendes für und wider Kleinsteubers Angaben vorbringen:

Seine Beschreibung der Gonadenlagerung entspricht der meinigen; aber auch hier mündet der Zwittergang aus einem der zusammenhängenden Follikel aus und verzweigt sich nicht innerhalb der Gonade. Über Eileiter, Uterus und Receptaculum hat der Verfasser für *Crepidula* aus Mangel an Material keine histologischen Angaben gemacht, da sein einziges weibliches Tier dieser Gattung schon für makroskopische Untersuchungen verbraucht war. Den Uterus beschreibt Kleinsteuber als völlig umgeknickt. Wie wir sahen (S. 199), ist dies eine vereinzelte Erscheinung, die durch das freie Hineinhängen des vaginalen Uterusteiles in die Mantelhöhle möglich ist. Im männlichen Stadium hat nach Kleinsteuber die Gonade dieselbe Ausdehnung wie das Ovar und ist aus Schläuchen in lockerer Anordnung zusammengesetzt. Hiergegen, sowie gegen seine Beschreibung des Vas deferens nebst Ampulle habe ich nichts einzuwenden; in letzterer fand ich jedoch auch hier keine Wimpern. Über die Lage der anschließenden Samenrinne sagt er nur, daß sie sich zum Penis zieht und auf ihn fortsetzt. Ich konnte ihren Verlauf links am Schalenmuskel und an diesem zum Epipodium herab genau feststellen und so die Entstehung des Uterus, ebenso wie bei *Calyptraea*, aus dem proximalen Teil dieser Wimperrinne darlegen. Ihre Gestalt — tief in den Seitenhalslappen eingesenkt und fast geschlossen — entspricht ebenso wie Kleinsteubers Textfig. E_1 absolut nicht dem, was ich fand. Die Samenrinne ist allerdings auch nach meinen Untersuchungen ein wenig tiefer als bei *Calyptraea* (Textfig. 14 a, S. 195). Das Schließen ihrer Ränder zu einem fast völlig überdeckten Gang könnte Kleinsteuber vielleicht dadurch vorgetäuscht worden sein, daß der Epipodialrand etwas hochgedrückt war; vgl. meine Textfig. 14 b. Die Morphologie des Penis weicht entschieden von meinen Ergebnissen ab, denn einen distalen, fingerförmigen Fortsatz, wie ihn der Verfasser angibt, fand ich nie; dagegen die Drüsenkappe desselben und die basalen Einzeldrüsen an ihm kennt er nicht.

Kleinsteubers Angabe, daß die wurmförmigen Spermatozoen bei *Calyptraea* und *Crepidula* etwa gleichgestaltet sein sollen, muß ich widersprechen (Textfig. 1 u. 13, S. 176 u. 194), denn letztere sind von

anderer Gestalt und fast doppelt so groß wie erstere und schließlich oligopyren, während erstere apyren sind.

Capulus hat der Verfasser nicht bearbeitet.

V. Theoretisches.

1. Über die Phylogenie der Geschlechtswege bei den Prosobranchiern, sowie ihre Beziehung zu den Nephridien.

Zwei Wege führen uns zur Klärung der Frage nach der phylogenetischen Bedeutung der Geschlechtswege, nämlich

1. die Betrachtung der Verhältnisse, wie wir sie bei den Formen finden, welche sich durch andere Merkmale als Verwandte im natürlichen System erwiesen haben, dann aber 2. ein Eingehen auf das was die Ontogenie hierüber uns lehrt, soweit sie als Rekapitulation der Phylogenie nach Prüfung der Sachlage betrachtet werden darf. Beide Wege führen uns dazu, die Nierenverhältnisse mit zu berücksichtigen, da enge Beziehungen zwischen ihnen und dem Geschlechtsapparat bestehen.

An die Basis des Prosobranchierstammes stellt man gewöhnlich die Diotocardier, denn sie weisen in der vielfach noch ausgeprägten bilateralen Symmetrie ursprüngliche Verhältnisse auf. Die Asymmetrie, wie wir sie bei den meisten Gastropoden finden, ist ja als sekundär erworben anzusehen, wie sie auch in der Ontogenie sekundär auftritt. Besonders die Nierenverhältnisse und deren Beziehungen zum Geschlechtsapparat bei den Diotocardiern lassen Anklänge an ein hypothetisches, symmetrisches Urmollusk noch hervortreten. Einige von ihnen, die man deshalb für die Ursprünglichsten hält, haben zwei funktionierende, mit Nephrostom versehene Nieren, welche rechts und links symmetrisch vom Anus in die Mantelhöhle ausmünden. Diese wären nach Pelseneer (29b) u. a. unter den Docoglossen *Patella*, *Helcion*, *Lepeta* und *Acmaea*. Nach Haller (12c) hat *Cemoria noachina* (*Puncturella*) sogar symmetrische, beiderseits in die Nieren mündende Gonoducte. Von den beiden Nieren dieser Formen ist bei den übrigen Diotocardiern eine, zumeist die linke, mehr oder weniger rückgebildet. Sie wird kleiner, der Nierentrichter geht verloren, sie verliert ihre Fähigkeit, Harn auszuscheiden und kann sogar zu einem Gebilde anderer Funktion, dem Papillensack werden, der nach Lang (20) zum Aufspeichern von Reservenahrungsstoffen oder als phagocytäres Organ dient. In der Rückbildung der linken Niere scheinen in den einzelnen Familien, ja unter den Arten Verschiedenheiten zu herrschen, und die Angaben der Autoren widersprechen

sich scheinbar manchmal (z. B. nach Bronn: Willcox und Pelseneer für *Acmaea fragilis* bzw. *virginea*). Auch betreffs der Ausführung der Geschlechtsprodukte durch die Nieren der Diotocardier standen sich die Ansichten noch vor kurzer Zeit vielfach gegenüber. Heute ist man sich überall wohl darin einig, daß stets die Geschlechtsprodukte der Diotocardier durch das rechte Nephridium entleert werden. Wo die linke Niere rückgebildet und funktionslos geworden ist, hat die rechte dann beide Funktionen (Harnabsonderung und, zur Zeit der Brunst, Ausleitung der Geschlechtsprodukte) übernommen.

Wie aber ist es bei den Monotocardiern, wo wir eigene Geschlechtswege und nur ein Nephridium haben? Letzteres liegt rechts vom Pericard, linksseitig im Eingeweidesack und mündet links vom Enddarm nach außen; der Gonoduct befindet sich stets ganz rechts im Tier, der Porus genitalis ziemlich symmetrisch zur Nierenöffnung rechts vom Anus. Welches sind hier die Homologa zu den betreffenden Organen der Diotocardier?

Hierüber ist viel diskutiert worden, und es ist ein Streit um die Frage entstanden: Ist die Niere der Monotocardier homolog der rechten oder linken Diotocardierniere, ist der Gonoduct bei ersteren als Neuerwerb oder als Umbildung einer Niere aufzufassen? Es sind folgende Möglichkeiten hierbei vorhanden: einmal, der Geschlechtsweg der Monotocardier ist als Neubildung anzusehen, wobei die Niere entweder der rechten, der linken oder beiden Nieren der Diotocardier zusammen homolog sein kann; zweitens, der Geschlechtsweg ist aus einer Diotocardierniere hervorgegangen, und zwar dann entweder aus dem linken oder dem rechten Nephridium der Diotocardier.

Diese fünf Möglichkeiten sind zu drei Theorien ausgebaut worden, wobei die dritte zwei Möglichkeiten zusammenfaßt; eine ist von vornherein als unwahrscheinlich beiseite gelassen worden.

1. Die Niere der Monotocardier ist homolog der rechten der Diotocardier, der Geschlechtsgang ein Neuerwerb. Diese Theorie stammt von Haller (12a—c) und stützt sich auf die Tatsache, daß, wie erwähnt, die linke Niere bei den meisten Rhipidoglossen (*Diotocardia*) kleiner ist als die rechte, ja Rückbildungen innerhalb dieser Gruppe bis zum völligen Schwund (*Acmaea fragilis* nach Willcox) zeigt, und nach Haller bei *Haliotis* und den Trochiden (12c, S. 120—122) die Gonade getrennt von der bestehenden Niere ausmündet. Von anderer Seite (Pelseneer) wird dagegen behauptet, daß diese Rückbildung der linken Niere sich nur bei sekundär flachschaligen Formen finde. Hiermit wird diese Stütze für die Theorie Hallers schon ins Wanken

gebracht. SIMROTH sagt in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches über diese Theorie: »Er (HALLER) sucht durch Konstruktionen die Verschiebung des Nierenporus und die Verlagerung des ganzen Organs plausibel zu machen. Doch teilt man seine Anschauung nicht mehr.« Wie wir unten (S. 218f.) sehen werden, wird diese Ansicht HALLERS vor allem durch die ontogenetischen Befunde hinfällig.

Die 2. von PERRIER (30) stammende Theorie besagt, daß die einzige Niere der Monotocardier aus der Verschmelzung beider Nieren der Diotocardier entstanden sei. Man müßte sich dann vorstellen, daß die Scheidewand zwischen den beiden einander genäherten Nieren einer *Patella* etwa, bei welcher Form die kleinere linke Niere auf die rechte Seite der Pericards gerückt ist, geschwunden sei, so daß bei den Monotocardiern die Nephridialdrüse dem Anteil der linken Niere entspräche und der übrige Teil der Monotocardierniere mit Nierenöffnung und Nierentrichter der rechten Patellenniere homolog wäre. Ich glaube, daß auch diese Ansicht nach den neueren Untersuchungen in der Ontogenie nicht mehr zu halten ist, wobei auch meine Befunde am erwachsenen Tier (Gonopericardialgang), wie wir sehen werden, mitsprechen.

Nach der dritten Theorie haben wir in der einzigen Niere der Monotocardier die linke der Diotocardier vor uns. Dies wird von ERLANGER (10b) ausgesprochen mit den Worten: ...»1. That the only remaining kidney in most Prosobranchs is the actual left one. 2. That the actual right kidney has disappeared or become transformed, and that a part of it corresponding to the duct forms a part of the genital apparatus.«

Die zweite dieser beiden Behauptungen ERLANGERS läßt also noch zwei Möglichkeiten offen, denn die rechte Diotocardierniere wäre verloren gegangen, oder im Geschlechtsgang enthalten. Letztere Ansicht hat schon von vornherein viel für sich, wenn man die Lage und Ausmündung des Gonoductes der Monotocardier ins Auge faßt und weiter daran denkt, daß schon bei den Diotocardiern die rechtsliegende Niere zur Ausleitung der Geschlechtsprodukte größtenteils benutzt wird. Die Ansicht, daß die rechte Niere verloren gegangen sei, wird aus eben diesem Grunde unwahrscheinlich.

Nach allem, was wir sehen werden, wird ERLANGERS Idee am wenigsten angefochten werden können, doch es wird neben der ersten nur der Teil der zweiten Behauptung bestehen bleiben können, welcher besagt, daß die rechte Diotocardierniere bei den Monotocardiern in den Dienst der Geschlechtswege getreten ist. Diese Theorie ER-

LANGERS ist in ihrer Gesamtheit von den meisten Molluskenforschern heute angenommen, sie wird aber manchmal noch etwas modifiziert.

Dies wären die drei bestehenden Theorien, welche vier der erwähnten Möglichkeiten berücksichtigen. Es bleibt noch diejenige, daß die linke Diotocardierniere die Geschlechtswege geliefert habe. Dem widerspricht schon die, gegen die Ansicht, der Geschlechtsweg könnte ein Neuerwerb sein, geltend gemachte Tatsache, daß bei Diotocardiern größtenteils die rechte Niere zur Ausleitung der Geschlechtsprodukte benutzt wird, dann aber weiter, daß der Gonoduct der Monotocardier stets rechts im Tier gelagert ist und rechts vom Enddarm ausmündet. Diese letzte Möglichkeit ist denn auch meines Wissens niemals zu einer Theorie ausgebaut worden.

Dieser kurze Rückblick auf die Möglichkeiten, welche für die phyletische Herleitung der einzigen Monotocardierniere bestehen, ergibt schon, daß eigentlich nur die, als dritte angeführte Theorie, mit der Einschränkung, daß die rechte Niere in den Genitalapparat umgewandelt ist, noch Berechtigung hat, da alle andern Möglichkeiten bei genauerer Betrachtung hinfällig werden. Doch waren die bisher erwähnten Beweise für diese Theorie nur indirekte. Wie steht es aber mit den direkten Beweisen? Hier steht als starke Stütze die Ontogenie, denn sie zeigt für *Paludina*, daß die ursprünglich linke (nach der Torsion rechte) Niere zur Bildung der Geschlechtswege benutzt wird. Wenn es bewiesen wäre, daß das, was an einer Form hier gefunden wurde, für alle Monotocardier gelte, so wäre die Frage nach der Abstammung von Niere und Geschlechtsweg so gut wie gelöst, doch fehlt es leider zu sehr an Kenntnissen bei andern Gruppen, denn nur für *Paludina vivipara* ist dieser Punkt völlig geklärt. Eine andre direkte, und zwar starke Stütze hierfür glaube ich gefunden zu haben durch den Nachweis eines Gonopericardialganges bei *Calyptraea* und *Crepidula*. Um die Bedeutung dieses Ganges, von der ein Teil sofort einleuchtet, ganz hervortreten zu lassen, ist ein Eingehen auf die ontogenetischen Befunde von *Paludina* nötig. Hier haben sich ERLANGER (10a), RABL (33) u. a., vor allem aber DRUMMOND (9) und nach ihr OTTO (27) das Verdienst erworben, die Beziehungen von Niere und Genitalapparat für *Paludina* klargestellt zu haben. Aus diesen Untersuchungen möchte ich daher kurz das Wichtigste wiedergeben.

Im Gastrulastadium des Embryos wandern Ectodermzellen ins Mesenchym und werden von diesem zu zwei ventralen Zellhaufen verstärkt. Der rechte derselben ist immer der größere und fortgeschrittenere. Diese beiden Zellkomplexe bilden die paarige Anlage

des Pericards und der mit ihm in Verbindung stehenden Organe, wie Herz, Niere und Geschlechtsorgane. Die beiden Pericardanlagen höhlen sich zu Säckchen, rücken aneinander und verschmelzen zu einem Pericardsack durch Auflösung der trennenden Zellschicht. Es entstehen sodann zwei Verdickungen im Pericard an der ventralen, dem Ectoderm anliegenden Seite: die Anlagen der Nieren. Inzwischen haben sich zu beiden Seiten des Afters zwei kleine Gruben (Mantelhöhlenanlagen) gebildet, welche sich vertiefen und den Nierenanlagen entgegenwachsen; dabei bleibt aber das linke »Horn« dieser Mantelhöhlenanlage rudimentär, ebenso wie die entsprechende Nierenanlage. Rechts ist die Einstülpung der Mantelhöhle tief und spezialisiert, und die rechtsseitige Nierenanlage zu einer beträchtlichen Ausstülpung des Pericards entwickelt. Letztere wird zur bleibenden (nach der Torsion linken) Niere, ihre entsprechende Mantelhöhleneinstülpung zum Nierenausführgang. Die symmetrische Anlage dieser Organe weist, wie Otto (27) hervorhebt, auf die Urform hin. Der große Pericardsack, der aus der Verschmelzung beider Anlagen entstanden ist, wächst nur noch in seinem rechten Teil. Rechts und dorsalwärts bildet sich alsdann die erste Anlage des Herzens als Verdickung des Pericardepithels. Weiter entsteht links, unmittelbar neben der linken Niere eine Zellwucherung in dem der Leber angelagerten linken Pericardzipfel. Dieser Zellhaufen hat ein lockeres Gefüge und schiebt sich als Zellstrang längs der Leber fort; er stellt die erste Anlage der Gonade dar. Die rudimentäre linke (später rechte) Niere hat zu dieser Zeit den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht und besteht aus einem kurzen Röhrchen, welches in offener Kommunikation mit dem Pericard steht. Die rechte Niere ist ein Säckchen mit Nierentrichter geworden und mündet später in den rechten Zipfel der Mantelhöhleneinstülpung. Jetzt findet die Torsion um 180° statt, und die Nieren vertauschen ihre Lage. Die rechte Niere liegt statt rechts ventral jetzt links dorsal.

Die Gonadenanlage hat in diesem Entwicklungsstadium einen Hohlraum gebildet und mündet in den linken (nach der Torsion rechten) rudimentären Nierentrichter. Die rudimentäre Niere hat aber noch keine offene Verbindung mit dem ihr entgegenwachsenden Mantelhöhlenhorn. »Die linke Niere«, sagt Otto, »macht in der Hauptsache denselben Entwicklungsprozeß durch, wie die rechte bis zu einem gewissen Stadium, in dem sie dann in den Dienst des Genitalsystems tritt. Sie wird aber nicht etwa rückgebildet, stellt auch nicht zeitweilig ihre Entwicklung ein.« Es erfolgt, nach Einmündung der

Gonade in den proximalsten Teil der rudimentären Niere, der Durchbruch derselben zu dem Mantelhöhlenhorn, in dem dann Wimpern entstehen. So ist also die rudimentäre rechte (ursprünglich linke) Niere in ihrer ganzen Ausdehnung in den Gonoduct aufgenommen. Ihre Verbindung mit dem Pericard schwindet sodann. Erlanger (10a) hat diese Verhältnisse noch nicht richtig erkannt, denn er hat die Anlage der linken Niere mit derjenigen der Gonade verwechselt.

Der Ausführgang der rudimentären Niere, entstanden aus dem Mantelhöhlenzipfel, wächst nun beträchtlich in die Länge und bildet einen bewimperten Gang, welcher später den größten Anteil an der Gonoductbildung hat, denn fast der ganze Eileiter, sowie Uterus und Receptaculum nehmen ihren Ursprung aus ihm; nur der kurze, enge, unbewimperte Anfangsteil des Oviductes zwischen Gonade und Eiweißdrüse entsteht aus der rudimentären Niere. Im männlichen Geschlecht — die Gonade hat sich in diesem Zeitpunkt bereits in Hoden bzw. Ovar differenziert — erhält der Gonoduct einen sekundären Zuwachs, denn es bildet sich eine Rinne, welche vom Porus genitalis bis zur Spitze des rechten Tentakels zieht und sich später zu einem Gange schließt.

Es besteht eine weitgehende Homologie der Organabschnitte im männlichen und weiblichen Geschlecht; nur der sekundäre Teil des männlichen Ausführganges, der sich aus der Rinne bildet, fehlt dem weiblichen Apparat.

Bringen wir nun diese Ergebnisse der Ontogenie von *Paludina* und die vergleichende Betrachtung der erwachsenen Prosobranchier zu unsren Befunden bei *Calyptraea*, *Crepidula* und *Capulus* in Beziehung!

Wir fanden bei den beiden ersteren den Gonopericardialgang. In ihm sehen wir nach dieser ontogenetischen Darlegung ohne weiteres den rechten Nierentrichter vor uns und haben damit eine starke Stütze für die Ansicht, daß auch für diese Formen die rudimentäre linke (nach der Torsion rechte) Niere im Gonoduct enthalten sein muß. Entspricht doch die Lage und Gestalt dieses Ganges (den man auch »Gonostom« nennen könnte) ganz derjenigen eines Nierentrichters. Sogar die Längsfaltung, die der Gonopericardialgang wie der weibliche Gonoduct aufweist, findet sich (nach Otto) beim Nierentrichter von *Paludina*.

Doch welcher Teil des Geschlechtsganges wird hier bei unsren Formen als Rest der rudimentären rechten Niere anzusehen sein? Bei *Paludina* zeigt (nach Otto) der proximale Teil des Gonoductes bis

zur Eiweißdrüse schon durch abweichende Struktur und Färbbarkeit und durch Mangel der Bewimperung Nierenabstammung, und dies ließ sich auch ontogenetisch beweisen. Der ganze übrige Teil des Geschlechtsganges mit seinen Anhängen und Drüsen nahm seine Entstehung aus dem Ausführgang der rudimentären Niere, welcher sich als ursprünglich linkes Mantelhöhlenhorn anlegte. — Ontogenetische Befunde über diesen Punkt liegen für die von mir untersuchten Prosobranchier nicht vor, und so kann ich nur Vermutungen über die Frage, wieweit der Gonoduct aus der rudimentären Niere entstanden ist, aussprechen. Es dürfte wohl aber nach Analogieschlüssen aus dem für Paludina Bekannten anzunehmen sein, daß auch hier die Gonade in der embryologischen Entwicklung in den rechten Nierentrichter einmündet. Während aber bei *Paludina* ein ganz bestimmter Teil des Gonoductes seine Abstammung aus der Niere noch durch abweichende Struktur und Färbbarkeit dokumentierte, haben wir bei *Calyptraea* und *Crepidula* im Zwittergang männlicher Funktion aber nicht einen, in zwei scharf geschiedene, histologisch differenzierte Abschnitte geteilten Apparat, sondern derselbe ist in seiner ganzen Länge einheitlich. Somit scheint der ganze Gonoduct bis zum Porus genitalis des männlichen Stadiums der rudimentären rechten Niere zu entsprechen, denn man muß nach Analogie mit den Embryonen andrer Tiere mit Wahrscheinlichkeit annehmen, daß ein Organ, welches aus zwei oder mehr verschiedenen Anlagen zusammengewachsen ist, in seinen Teilen diese Abstammung noch zeigen würde. Dazu kommt, daß durch die Annahme, daß der ganze Gonoduct aus der rudimentären Niere entstanden sei, hier die sonderbare Uterusentwicklung verständlich wird, denn wir sahen ja dies Organ als Angliederung an den eigentlichen Gonoduct aus einer Mantelhöhleneinstülpung (proximaler Teil der Wimperrinne) entstehen. Dies scheint eine Reminiscenz an einen ähnlichen Ursprung hier wie bei *Paludina* anzuzeigen, denn dort entstand ja (nach Otto) der Uterus nebst dem größeren Gonoductteil und Receptaculum aus dem Ausführgang der rudimentären Niere, welcher seinerseits aus dem ursprünglich linken Mantelhöhlenhorn hervorging. Dies wäre ein ontogenetisch verspätetes Auftreten gefestigter Zusammenhänge.

Es ist die eigenartige Erscheinung, daß ein so offenbar phylogenetisch altes Organ, wie der Gonopericardialgang, erst so spät angelegt wird — nämlich im erwachsenen Tier beim Übergang von männlicher zu weiblicher Geschlechtsfähigkeit —, wohl in demselben Sinne zu deuten. In diesem Falle ist der Grund hierfür der, daß dieser Gang

im weiblichen Stadium eine besondere Verwendung erhält und im männlichen Geschlecht noch nicht nötig ist. Solche Verschiebung findet sich ja zuweilen im Tierreich. Welcher Art die Funktion des Gonopericardialganges sein mag, will ich dahingestellt sein lassen, da ich bis jetzt keine physiologischen Experimente anstellen konnte.

Ein Gonopericardialgang ist bei Muscheln bekannt, doch stellt er dort eine Verbindung des Pericards mit dem gemeinsamen Endstück von Niere und Geschlechtsleiter dar. So bei *Leda sulculata* (Stempell 1898) und ebenfalls kürzlich für *Anodonta cellensis* Schröt. von Herbers (13) nachgewiesen. Im letzteren Falle hat er nur im Embryo eine offene Kommunikation mit dem Pericard; im erwachsenen Tier ist er blind geschlossen. Auch dort ist die phylogenetische Bedeutung dieses Ganges wohl eine ähnliche, wie in unserm Falle.

2. Über den primären oder sekundären Charakter des Hermaphroditismus der Prosobranchier.

Allgemein wurden bis vor kurzer Zeit noch die Prosobranchier mit wenigen Ausnahmen als diöcisch angesehen. Doch weisen die neueren Untersuchungen vielfach daraufhin, daß Zwittrigkeit in dieser Gruppe verbreiteter sein dürfte, als bisher angenommen wurde, denn die stark protandrische Erscheinungsform, in welcher sich zumeist hier die Zwittrigkeit findet, kann leicht Diöcie vortäuschen, besonders, wenn der zwittrige Übergangszustand nur kurze Zeit dauert. In diesem Sinne spricht sich auch Simroth in »Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches« schon aus. Es nimmt nicht Wunder, daß auch bei den Prosobranchiern Zwittrigkeit vielfach vorkommt, denn alle andern Gastropoden sind ja Zwitter. Demnach könnte man mit Simroth, neuerdings auch mit Otto (27) u. a. annehmen, daß auch die Vorderkiemer ursprünglich Zwitter waren und die Diöcie als sekundär erworben zu betrachten wäre, der Hermaphroditismus, welcher sich manchmal zeigt, also primärer Natur wäre. So sagt Otto: »Die Vorderkiemer waren zweifellos Zwitter, sie sind es noch vielfach, wenn man es auch der Protandrie wegen meist übersehen hat.« Nach von Brunn sollen ja auch die wurmförmigen Spermatozoen bei diöcischen Prosobranchiern als »weibliche Tendenz« im Hoden aufzufassen sein, also auch bei ausgesprochen getrenntgeschlechtlichen Formen noch Andeutungen ihres früheren Zwittertums vorhanden sein.

Andrerseits wird aber der Hermaphroditismus der Prosobranchier gewöhnlich als sekundär erworben aufgefaßt. Diese Ansicht gewinnt schon viel für sich, wenn man bedenkt, daß unter den Prosobranchiern

gerade die sessilen Formen der Gezeitenzone Zwittrigkeit zeigen, die mit Aufgabe der freien Ortsbewegung auch die Kommunikation der Geschlechter erschwert fanden und dann beide Geschlechtsprodukte hervorbrachten. Für den sekundären Charakter der Zwittrigkeit spricht dann aber weiter, daß diese bei den Prosobranchiern ganz anderer Art ist als bei den Pulmonaten und Opisthobranchiern. Dort haben wir einen besonderen Apparat für männliche und weibliche Funktion gleichzeitig nebeneinander entwickelt, hier funktionieren dieselben Teile des Zwitterganges einmal als männlicher, ein andresmal als weiblicher Ausführgang. Bei Prosobranchiern zeigt weiter vor allem der zwittrige Geschlechtsapparat bei weitem nicht die Komplikationen und Anhangsgebilde, wie sie bei Pulmonaten und Opisthobranchiern vorhanden sind. Ich glaube nicht zu irren, wenn ich hierin eine primitive Entwicklungsstufe des Genitalapparates sehe, während mir die größeren Komplikationen dort auf ein späteres phyletisches Stadium hinzudeuten scheinen. Daß dieselben dem zwittrigen Genitalapparat der Prosobranchier fehlen, spricht mit dafür, daß sich hier erst sekundär in späterer Zeit der Übergang zum Zwitterstadium vollzogen hat.

Nach meiner Meinung ist nun auch das Verhalten meiner Tiere hierfür ein Beweis. Nichts erinnert in der Zwittrigkeit von *Calyptraea* und *Crepidula* an diejenige der Pulmonaten und Opisthobranchier, und es würde schwer halten, von letzteren ihren hermaphroditen Geschlechtsapparat abzuleiten. Gehen wir aber von diöcischen Formen aus, so stellt sich uns keine Schwierigkeit in den Weg. Bei getrenntgeschlechtlichen Prosobranchiern haben wir einen männlichen und einen weiblichen Apparat, welche beispielsweise für *Paludina* weitgehende Homologien in den Hauptabschnitten aufweisen, deren Differenzierung in beiderlei Geschlechtscharaktere schon früh in der Ontogenie sich vollzieht und im erwachsenen Tier zu völlig verschiedener Beschaffenheit des Apparates im männlichen und weiblichen Geschlecht führt. So erhält beispielsweise das Vas deferens einen sekundären Zuwachs in Gestalt eines bis an die Spitze des rechten Tentakels verlaufenden Ganges, welcher sich zuerst als offene Rinne anlegt, der weibliche Geschlechtsapparat dagegen wird vervollständigt durch Receptaculumbildung und Anlage verschiedener Drüsen. Wenn dann, wie bei unsern Tieren die Gonade befähigt wird, dank der latent vorhandenen anderen Geschlechtsfähigkeit, beide Geschlechtsprodukte hervorzubringen, was nacheinander und nicht nebeneinander erfolgt, so bilden sie beim Übergang zu weiblicher Tätigkeit die notwendigsten Eigentümlichkeiten des weiblichen Apparates aus, reduzieren diese

Komplikationen aber auf das allernotwendigste. Daher ist das Fehlen von Anhangsdrüsen bei unsern Tieren in diesem Sinne bemerkenswert. Es wird damit erreicht, daß die Umbildung im erwachsenen Tier nicht zu große Umwälzungen erfordert. Diesen Zustand haben wir bei *Calyptraea* und *Crepidula* vor uns. Es sind hier, wie wir sahen, nur wenig Neubildungen neben den Umbildungen nötig: der Penis wird rudimentär, der sekundäre Teil des männlichen Apparates — die Samenrinne — verstreicht bis auf ihren proximalen Teil, welcher zum Uterus nebst Receptaculum auswächst. Die Ampulle schwindet, wodurch die Erweiterung des Samenganges zum Oviduct ermöglicht wird; der Gonopericardialgang, welcher während des männlichen Stadiums überflüssig war, legt sich dann erst an.

Dieser Zustand der sekundären Zwittrigkeit wird noch einfacher erreicht bei der in der sonstigen Organisation bedeutend höher stehenden Familie der Capuliden. Hier zeigt schon der männlich funktionierende Apparat die Anfänge der später notwendig werdenden Neubildungen (Uterusanlage und Receptaculum), so daß die Umwälzung im Innern noch geringer wird beim Übergang zum weiblichen Stadium. Dies ist entschieden ein Fortschritt, der aus dem Prinzip der Vereinfachung erwachsen ist. Bei dieser Form stoßen wir nun auch schon auf eine Einrichtung, die wir weiter entwickelt bei Pulmonaten und Opisthobranchiern wiederfinden: in dem Vorhandensein eines kleinen Uterus und eines spermagefüllten Receptaculums haben wir ein Anzeichen dafür, daß hier das männlich funktionierende Tier manchmal — vielleicht aber auch regelmäßig — schon in diesem Stadium begattet wird. Es wird wahrscheinlich dort das Sperma für spätere Befruchtung, wenn das Tier Eier ablegt, aufbewahrt. So findet bei *Capulus* also eine wechselseitige Copula statt, worin ich einen Anklang an die Verhältnisse bei Opisthobranchiern und Pulmonaten sehe. Damit hat sich *Capulus* von der ursprünglichen Diöcie der Prosobranchier weiter entfernt als *Calyptraea* und *Crepidula*, bei denen wechselseitige Begattung unmöglich ist, da nur zwischen Übergangstieren eine erfolglose gegenseitige Copula stattfinden könnte.

Für den sekundären Charakter der Zwittrigkeit unsrer untersuchten Prosobranchier spricht schließlich noch der Umstand, daß wir hier zwei physiologisch ganz verschiedene Typen des Geschlechtsapparates realisiert sehen. Es ist nämlich bei Pulmonaten und Opisthobranchiern der Genitalapparat stets auf gleichzeitige Copula eingerichtet. Auch da, wo der morphologische Charakter des Apparates in den vielen Gruppen der Opisthobranchier sehr verschieden ist, trifft

dies, wie Brüel (7) zeigte, stets zu. Hier aber finden wir die zwei Gruppen (einerseits *Calyptraea* und *Crepidula*, anderseits *Capulus*) sehr verschieden in physiologischer Hinsicht, erstere für einseitige, letztere Form für wechselseitige Copula eingerichtet. Wenn nun die vielen Gruppen der Pulmonaten und der Opisthobranchier hierin unter sich physiologisch gleich bleiben, müßte man eine Erhaltung dieser vorteilhaften Eigentümlichkeit auch bei anderen Gastropoden erwarten, wenn diese wirklich alle von primär zwittrigen Ahnen abstammten.

Nach alledem ist wohl sicher der Hermaphroditismus bei den recenten Prosobranchiern als sekundär erworben anzusehen.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse der Arbeit.

1. Protandrischer Hermaphroditismus herrscht bei *Calyptraea sinensis*, *Crepidula unguiformis* und *Capulus hungaricus*.

1a. Alle drei Formen besitzen neben den typischen auch atypische Spermatozoen[1].

2. *Calyptraea* und *Crepidula* gleichen sich im Genitalapparat fast völlig; *Capulus* zeigt abweichende Verhältnisse.

3. Der Penis besitzt bei *Calyptraea* eine Spitzentasche; der von *Crepidula* ist statt dessen mit Drüsen an der Basis und einer Drüsenkappe an der Spitze ausgerüstet. Auch *Capulus* kommt (entgegen der üblichen Ansicht) ein Penis zu. Dieser ist ohne Spitzentasche und Drüsen.

4. Der Uterus endigt bei *Calyptraea* und *Crepidula* mit einem frei in die Mantelhöhle hineinhängenden, drüsenlosen, vaginalen Teil, der dem Uterus von *Capulus* völlig fehlt. Bei allen drei Formen besteht die Wandung des Uterus aus hohem, dreifach differenziertem Drüsenepithel.

[1] Während der Drucklegung meiner Arbeit las ich die Veröffentlichung von Dr. Gustav A. v. Kemnitz: »Beiträge zur Kenntnis des Spermatozoen-Dimorphismus« (Arch. f. Zellforschung XII. Bd. 4. Heft). Es findet sich darin folgende Stelle: »Tatsache ..., daß bei dem einzigen bekannten hermaphroditen Prosobranchier Spermatozoen-Dimorphismus nicht vorkommt, ein Umstand, der zweifellos stark für einen Zusammenhang mit der Geschlechtsbestimmung spricht.«

Bei der zwittrigen *Valvata* kämen demnach keine oligo- oder apyrene Spermatozoen vor. Unser Befund an *Calyptraea*, *Crepidula* und *Capulus* zeigt, daß bei diesen zwittrigen Prosobranchiern regelmäßig die atypischen Spermien vorhanden sind. Damit wäre der Schluß des Verfassers, daß der negative Befund an atypischen Spermatozoen bei *Valvata* auf einen Zusammenhang mit der Geschlechtsbestimmung schließen ließe, bereits hinfällig.

5. *Calyptraea* und *Crepidula* besitzen im weiblichen Geschlecht einen Gonopericardialgang, der sich erst beim Übergang von männlicher zu weiblicher Funktion des Genitalapparates anlegt. Bei *Capulus* findet er sich dagegen nicht.

6. Während bei *Calyptraea* und *Crepidula* Um- und Neubildungen bei dem Übergang vom männlichen zum weiblichen Stadium eine große Rolle spielen, zeigt der Geschlechtsgang von *Capulus* in beiden Geschlechtern annähernd die gleiche Gestaltung.

7. Der Uterus entsteht bei *Calyptraea* und *Crepidula* als Zusatz zum männlichen Geschlechtsapparat durch Neubildung mit Verwertung des proximalen Teiles der Samenrinne; bei *Capulus* entwickelt er sich durch Drüseneinlagerung und Vergrößerung aus einer schon im männlichen Stadium vorhandenen Tasche.

8. Das Receptaculum bildet sich bei *Calyptraea* und *Crepidula* durch Ausstülpung von der Uterusanlage; bei *Capulus* ist es schon im männlichen Geschlecht vorhanden; über seine Herkunft könnten hier nur embryologische Untersuchungen Aufschluß geben. Das Receptaculum besteht bei den beiden ersteren Formen aus mehreren (drei, bzw. sechs) Schläuchen; bei *Calyptraea* sind diese sehr eng und verschlungen, mit blasigen Erweiterungen, welche das Sperma enthalten; bei *Crepidula* sind sie nicht so eng, auch nicht verschlungen, aber distal kolbig erweitert. Bei *Capulus* bildet dagegen das Receptaculum eine große Blase, deren kurzen, engen Ausführgang starke Ringmuskulatur umgibt.

9. Der Hermaphroditismus dieser Prosobranchiergruppen ist sekundär erworben. Seine Eigenart läßt sich leicht bei Ableitung von diöcischen Formen verstehen, denn er ist bei *Calyptraea* und *Crepidula* einerseits und *Capulus* andrerseits völlig verschieden ausgestaltet, während bei allen Pulmonaten und Opisthobranchiern, trotz morphologischer Verschiedenheit des Bauplanes des Genitalapparates, die Modalität des Hermaphroditismus völlig dieselbe ist.

10. *Calyptraea* und *Crepidula* stehen der wahrscheinlich ursprünglichen Diöcie der Prosobranchier noch näher als der im System höher stehende *Capulus*. Bei diesem ist wie bei Pulmonaten und Opisthobranchiern wechselseitige, bei *Calyptraea* und *Crepidula* nur einseitige Copulation möglich.

11. Der Gonopericardialgang ist als rechter Nierentrichter aufzufassen. Damit haben wir zum erstenmal am er-

wachsenen Tier eine Bestätigung der ontogenetisch gefundenen Tatsache, daß die rudimentäre rechte (ursprünglich linke) Niere zum Gonoduct bei den Monotocardiern umgewandelt wird.

Halle a. S., im Mai 1914.

Literaturverzeichnis.

1. A. Amandrut, La Partie antérieure du Tube digestif et la Torsion chez les Mollusques Gastéropodes. Ann. des Sc. nat. Zool. VII. 1898.
2. F. Blochmann, Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklung der Gastropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII. 1883.
3. L. Boutan, La cause principale de l'asymétrie des Mollusques Gastéropodes. Arch. de Zool. experimentale. III. Ser. Tom. VII. 1899.
4. Bouvier, Observations sur l'anatomie du Xenophora et de la Calyptrée. Bull. soc. phil. Paris. X. 1887.
5. J. Brock, Entwicklung der Geschlechtsapparate der stylommatophoren Pulmonaten usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV. 1886.
6. Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. III. Mollusca. II. Abteilg. Gastrop. prosobranchia. Leipzig 1896/1907.
7. L. Brüel, Über die Geschlechts- und Verdauungsorgane von Caliphylla mediterranea Costa: Ihr morpholog. Wert u. ihre physiol. Leistung. Halle 1904.
8. E. G. Conklin, The embryology of Crepidula. Journ. of Morphol. Vol. XIII. 1897.
9. J. M. Drummond, Development of Paludina vivipara. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLVI. 1903.
10. Erlanger, a) Zur Entwicklung von Paludina vivipara. Morphol. Jahrb. XVII. 1898.
    — b) On the paired Nephridia of Prosobranches, the homologies of the only remaining nephridian of most Prosobranchs and the relations of the Nephridia to the Gonad and the Genital duct. Quart. Journ. Micr. Sc. XXXIII. 1892.
11. Cl. Grobben, a) Die Pericardialdrüse der Gastropoden. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. IX. 1899.
    — b) Zur Kenntnis der Morphologie der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken. Sitzber. Akad. Wien, Math.-Nat. Kl. V 103, Abt. I. 1894.
12. B. Haller, a) Beiträge zur Kenntnis der Niere der Prosobranchier. Morphol. Jahrb. XI. 1886.
    — b) Die Morphologie der Prosobranchier, gesammelt auf einer Erdumseglung durch die Kgl. Ital. Korvette »Vettor Pisani«. I.—IV. Morphol. Jahrb. 1888—1893.
    — c) Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier. Leipzig 1894.
    — d) Betrachtungen über die Ontogenese der Gonade und deren Mündungsverhältnisse bei niederen Prosobranchiern. Zool. Anz. XXIII. 1900.

13. K. Herbers, Entwicklungsgeschichte von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CVIII. 1913.
14. H. Kleinsteuber, Die Anatomie von Trochita, Calyptraea und Janacus. Suppl. d. Zool. Jahrb. XIII. Heft 3. 1913.
15. J. Kollmann, Über Verbindung zwischen Cölom und Nephridien. Baseler Festschrift z. Würzb. Jubil. 1882.
16. Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. 1893.
17. P. Krüger, Ein neues Verfahren zur selektiven Bindegewebsfärbung. Arch. mikr. Anat. 1914.
18. A. Küttler, Die Anatomie von Oliva peruviana L. Zool. Jahrb. Suppl. Bd. IV. Heft 4. 1913.
19. Kuschakewitsch, Studien über die männlichen Geschlechtselemente bei den Prosobranchia. Arch. f. mikr. Anat. 1913.
20. A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. III, 1. Molluska. 1900.
21. Lenssen, a) Système digestif et système génital de la Neritina fluviatilis. La Cellule I, 16. 1899.
— b) Anatomie de Neritina fluviatilis. Anat. Anz. Bd. XVI. 1899.
22. S. Lo Bianco, Notizie biologiche riguardanti spezialmente il periodo di maturita sessuale degli animali del golfo di Napoli. Mittlg. d. zool. Stat. zu Neapel. Bd. XIII. 1899.
23. J. Meisenheimer, Die Entwicklung von Herz, Pericard, Niere und Genitalzellen bei Cyclas usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIX. 1901.
24. Meves, Über die sogenannten wurmförmigen Spermatozoen der Paludina und über ihre Entwicklung. Anat. Anz. Vol. XIX. Ergänzgsheft.
25. A. Naef, Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. I und II. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. Bd. III. Heft 3 u. 4. 1913.
26. J. H. Orton, On the Occurence of Protandric Hermaphroditism in the Mollusc Crepidula fornicata. Proc. R. Soc. London. Vol. LXXXI B. 1909.
27. Otto u. Tönniges, Entwicklung von Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. LXXX. 1905.
28. R. Owen, On the anatomy of the Calyptraeids. Trans. zool. Soc. London. Vol. I. 1835.
29. P. Pelseneer, a) L'hermaphroditisme chez les Mollusques. Arch. de Biol. Tome XIV. 1896.
— b) Les reins, les glandes génitales et les conduits dans les Mollusques. Zool. Anz. XIX. 1896.
30. Perrier, Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes prosobranches. Ann. sc. nat. Paris 1889.
31. Plate, a) Mitteilungen über zoologische Studien an der chilenischen Küste. IX. Über Crepidula. Sitz-Ber. Akad. Wiss. Berlin. Vol. XL. 1894.
— b) Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken. Zool. Jahrb. Vol. IX. Anatomie. 1896.
32. H. Pohl, Über den feineren Bau des Genitalsystems von Polycera quadrilineata. Zool. Jahrb. Bd. XXI. 1905. (Anatomie.)

33. C. Rabl, a) Die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jen. Zeitschr. f. Nat. IX. 1875.
— b) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. 86. Jahrg. 1883.
34. Salenski, Beiträge zur Entwicklung der Prosobranchiaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. XII. 1872.
35. J. Schapiro, Über Ursache und Zweck des Hermaphroditismus, seine Beziehungen zur Lebensdauer und Variation mit besond. Berücksichtigung einiger Nacktschneckenarten. Biol. Centralbl. Bd. XXII. 1902.
36. Scheidig, Zur Anatomie von Crucibulum ferrugineum. Zool. Jahrb. Suppl. XIII. Bd. IV. 1911.
37. P. Schiemenz, Zusammenfassende Darstellung der Beobachtungen von Eisig, Rouzaud, Jourdain, Brock, Klotz usw. über die Entwicklung der Genitalorgane der Gastropoden. Biol. Centralbl. Bd. VII. 1888.
38. R. Schmidtlein, Beobachtungen über die Trächtigkeits- und Eiablageperioden verschied. Seetiere. Mittlg. Zool. Stat. Neapel. I. 1879.
39. A. Stecker, Über die Furchung und Keimblätterbildung von Calyptraea. Morphol. Jahrb. Vol. II. 1876.
40. P. Stepanoff, Über die Entwicklung von Calyptraea. Bull. Soc. Nat. Moscou. Vol. XLVI. 1873.
41. Thiele, a) Zur Phylogenie der Gastropoden. Biol. Centralbl. XV. 1895.
— b) Stammesverwandtschaft der Mollusken. Jen. Zeitschr. f. Nat. XXV. 1891.
— c) Zur Coelomfrage. Zool. Anz. Bd. XXV. 1901.
42. M. Tobler, Anatomie von Parmophoros intermedius. Jen. Zeitschr. f. Nat. XXXVI. 1901.
43. Totzauer, Nieren- und Gonadenverhältnisse bei Haliotis. Zool. Anz. XXV. 1902.
44. Vayssière, Observations zoologiques sur le Crepidula Moulinsii. Journ. Conchyl. Vol. XLI. 1893.
45. H. E. Ziegler, Über den derzeitigen Stand der Coelomfrage. Verhandl. d. deutsch. zool. Gesellsch. Heidelberg 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Im allgemeinen gelten folgende Bezeichnungen und sind nicht im einzelnen angegeben:

ad, Atrialdrüse;
amp, Ampulle;
an, Anus;
bgh, Bindegewebshülle;
bgw, Bindegewebe;
dr, Drüsen;
drl, Drüsenlippe;
drw, Drüsenwulst;
ep, Epipodium;
fh, faserige Hülle;
g, Gonade;
gpg, Gonopericardialgang;
hbdr, Hypobranchialdrüse;
k, Kiemen;
m, Mantel;
me, Mesenchymelemente;

mhe, Mantelhöhlenepithel;
n, Niere;
ne, Nerv;
nö, Nierenöffnung;
ovd, »Oviduct«;
pap, Papille;
pc, Pericard;
pe, Pericardepithel;
pen, Penis;
pg ♂, Porus genitalis } im männl. bzw.
pg ♀, » » } weibl. Stadium;
ph, Pericardhülle;
rec, Receptaculum;
rpg, Renopericardialgang;
schm, Schalenmuskel;
sp, Sperma;
spt, Spitzentasche des Penis;
stl, Stützlamelle;
ut, Uterus;
vag, Vagina;
vdr, Verdauungsdrüse;
vgl, Visceralganglion;
wep, Wimperepithel;
wr, Wimperrinne;
zg, Zwittergang;
zg ♂, ♀, Zwittergang im männlichen bzw. weiblichen Stadium.

Tafel V—VIII.

Im allgemeinen gelten die Bezeichnungen auf S. 229.

Fig. 1a u. b. Schema des rein männlich, bzw. weiblich funktionierenden Geschlechtsapparates von *Calyptraea*. Allgem. Bez. Außerdem für a *pwr*, proximaler Wimperrinnenteil; *lap*, Lappenfortsatz der Penisspitzentasche *spt*.

Fig. 2a u. b. Schematische Darstellung des Genitalapparates von *Crepidula*; a in männlicher, b in weiblicher Beschaffenheit. Für a gelten außer den allgem. Bez.: *edr*, Einzeldrüsen; *drw*, Drüsenwulst.

Fig. 3a u. b. Schema des Genitalapparates von *Capulus*, a im männlichen, b im weiblichen Stadium. Allgem. Bez. und außerdem: *gt*, Geschlechtstasche.

Fig. 4. Anlage des Gonopericardialganges (*adg*). Reich. Obj. 7a, Oc. 2.

Fig. 5. Spätere Anlage des Gonopericardialganges. *fs*, Faserstränge. Allgem. Bez. Reich. Obj. 7a, Oc. 4.

Fig. 6a u. b. Penis von *Calyptraea*, a mit eingerolltem, b mit heraushängendem Lappen. *spt*, Spitzentasche; *lap*, lappenförmiger Fortsatz; *wr*, Wimperrinne.

Fig. 7a—d. Schnittbilder vom Gonopericardialgang von *Calyptraea*. Zwischen je 2 Zeichnungen liegen 4 Schnitte. Allgem. Bez. Reich. Obj. 3, Oc. 4.

Fig. 8. Drüsige Ausmündung des Gonopericardialganges aus dem Pericard bei *Calyptraea*. Allgem. Bez. Reich. Obj. 5, Oc. 2.

Fig. 9a u. b. Uterus von *Calyptraea*, a von unten, b von oben gesehen. Nach makroskop. Präparat. Allgem. Bez. Vergröß. etwa 20.

Fig. 10. Teilschnitt durch den Uterus von *Calyptraea*. Außer den allgem. Bez. *stz*, Stützzelle; *drk*, Drüsenzellkern; *hk*, Kern der Hülle. Reich. Hom. Imm. $^1/_{12}$, Oc. 2.

Fig. 11. Längsschnitt durch den Uterus von *Calyptraea*. Der proximale Uterusteil mit der Oviductmündung ist auch angeschnitten. Allgem. Bez. und *ovdm*, Oviductmündung. *hdrb*, helles (hier nicht scharf abgegrenztes) Drüsenband. Reich. Obj. 3, Oc. 2.

Fig. 12. Längsschnitt durch das Receptaculum von *Calyptraea*. Allgem. Bez. *ag*, Ausführgänge; *recbl*, blasenförmige Erweiterungen der Receptaculumschläuche; *sp'* Sperma dem Ausführgang zugewandt. Reich. Obj. 5, Oc. 2.

Fig. 13. Querschnitt durch die Ausführgänge des Receptaculums. Allgem. Bez. *mf*, Muskelfasern. REICH. Hom. Imm. $^1/_{12}$, Oc. 2.

Fig. 14a—h. Mehrere Schnitte durch die Uterusanlage eines Übergangstieres. Folge der Schnitte: 1, 8, 16, 24, 32, 40, 50, 65. Allgem. Bez. und: *utan*, Uterusanlage; *reca*, Receptaculumanlage; *brs*, Bruchsack des Mantels. REICH. Obj. 3, Oc. 4.

Fig. 15. Penis von *Crepidula*, längs. Allgem. Bez., außerdem: *edr*, Einzeldrüsen; *drw*, Drüsenwulst. REICH. Obj. 3, Oc. 2.

Fig. 16. Querschnitt durch die Penisspitze von *Crepidula*. *wr*, Wimperrinne; *drw*, Drüsenwulst; *bl*, Blutlacune. REICH. Obj. 3, Oc. 2.

Fig. 17. Drüsenwulst der Penisspitze von *Crepidula*. *kdr*, Drüsen mit körnigem; *hdr* solche mit homogenem Secret; *stz*, Stützzellen. REICH. Hom. Imm. $^1/_{12}$, Oc. 4.

Fig. 18. Starke Schleimdrüsenwucherungen im »Oviduct« und Gonopericardialgang von *Crepidula*. Allgem. Bez., außerdem: *w*, Wucherungen; *sekr*, Secret; *psep*, Pseudoepithel. REICH. Obj. 5, Oc. 2.

Fig. 19. Differenzierte becherförmige Drüse inmitten der andren Uterusdrüsen von *Crepidula*. Allgem. Bez., außerdem: *stz*, Stützzellen; *sekr*, Secret; *pl*, Plasma. REICH. Hom. Imm. $^1/_{12}$, Oc. 4.

Fig. 20. Receptaculumwandung von *Crepidula*. *mh*, muskulöse Hülle; *ep*, Epithel; *sp*, Spermatozoen. REICH. Hom. Imm. $^1/_{12}$, Oc. 4.

Fig. 21a. Epithelwucherungen in der verstreichenden Ampulle von *Crepidula*. *ovc*, Ovocyten; *bgh*, Bindegewebshülle; *epw*, Bindegewebswucherungen. REICH. Obj. 3, Oc. 2.

Fig. 21b. Ein Stück aus Fig. 21a stärker vergrößert. Bezeichnungen wie dort; außerdem: *kö*, Körner in den blasigen Zellen. REICH. Hom. Imm. $^1/_{12}$, Oc. 2.

Fig. 22. Öffnung der männl. Geschlechtstasche von *Capulus* in die Mantelhöhle. *w*? eventuell abgefallene Wimpern; *gt*, Geschlechtstasche; *rect*, Rectum; *ap*, Anuspapille; *vl*, Verschlußlappen der Geschlechtstasche. REICH. Obj. 5, Oc. 2.

Fig. 23. Receptaculumstiel von *Capulus*. *m*, Muskeln, *ep*, Eipthel; *sp*, Sperma. REICH. Obj. 5, Oc. 2.

Lebenslauf.

Geboren wurde ich, Martin Wilhelm Ernst Hermann Giese als Sohn des Pastors Hermann Giese und seiner Ehefrau Martha geb. Neizke am 13. Oktober 1888 zu Schöneberg i. Pommern. Ich besuchte das Gymnasium zu Stargard in Pommern und das Stadtgymnasium in Stettin, welches ich Ostern 1909 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Nach halbjährigem Militärdienst studierte ich an den Universitäten Tübingen, Greifswald und Halle. Am 25. Mai 1914 promovierte ich mit vorliegender Dissertation bei der philosophischen Fakultät der Universität Halle.

Allen meinen verehrten Lehrern an den genannten Hochschulen spreche ich auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aus.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.